Die Anatomie der Knospenschuppen

in ihrer Beziehung zur

Anatomie der Laubblätter.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT VON

EDUARD BRICK

AUS

CREFELD.

MARBURG 1913.

Von der philosophischen Fakultät als Dissertation angenommen
am 31. Mai 1913.

Referent: Herr Geheimrat Prof. Dr. Arthur Meyer.

Die Arbeit erscheint, ergänzt durch 2 Tafeln, zugleich in den „Beiheften zum Botanischen Centralblatt" Bd. XXXI. Abt. I. 1913.

Dresden, Druck von C. Heinrich.

B76a

Meiner lieben Mutter

in herzlicher Dankbarkeit gewidmet.

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Einleitung 7

II. Morphologische Charakterisierung und die morphologischen Gruppen der Knospenschuppen 8

III. Über die Beziehungen der Ausbildung der Knospen und Knospenschuppen zum Klima der Standorte der betreffenden Spezies. Offene Knospen 14

IV. Die für die Knospenschuppen in Betracht kommenden anatomischen Tatsachen. Übersicht über die bisherigen Arbeiten. Die Drüsenorgane der Knospen. Das Periderm. Die Metakutis. Das Metaderm. Füllstoff 18

V. Einzeluntersuchungen 29

A. Die Knospenschuppen entsprechen dem ganzen Blatte . . . 29

1. Typus *Evonymus latifolius* 29

2. Typus *Dictamnus albus* 33

3. Typus *Syringa Josikaea* 36

4. Typus *Lonicera alpigena* 41

5. Typus *Stuartia pseudocamellia* 46

B. Die Knospenschuppen entsprechen dem Blattgrunde 49

6. Typus *Fraxinus excelsior* 49

7. Typus *Aesculus flava* 54

8. Typus *Viburnum dentatum* 60

9. Typus *Acer macrophylla* 65

C. Die Knospenschuppen entsprechen dem Blattgrunde nebst Nebenblättern 66

10. Typus *Crataegus Crus Galli* 66

11. Typus *Liquidambar styraciflua* 72

12. Typus *Rhamnus cathartica* 77

13. Typus *Prunus padus* 82

VI. Die für die Knospe als Ganzes charakteristischen Schutzeinrichtungen 87

14. Typus *Smilax hispida* 91

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse der anatomischen Einzeluntersuchungen 95

VIII. Namenverzeichnis der im Text besprochenen Pflanzen 99

IX. Literaturübersicht 101

X. Erklärung der Figuren 104

Digitized by the Internet Archive
in 2017 with funding from
University of Illinois Urbana-Champaign Alternates

https://archive.org/details/dieanatomiederkn00bric

Einleitung.

Vorliegende Arbeit wurde unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Arthur Meyer im botanischen Institut der hiesigen Universität vom Sommer-Semester 1911 bis zum Winter-Semester 1912/13 ausgeführt. Die Aufgabe war eine mehrfache, nämlich: 1. die bisher noch recht lückenhaften Kenntnisse der Anatomie der Knospenschuppen der Angiospermen auf Grund reichen Beobachtungsmaterials weiter zu fördern. Bezüglich der zweiten, der Hauptaufgabe, betont Herr Prof. Meyer besonders folgendes:

„Es fehlt uns eine vergleichende Anatomie der Hauptorgane Wurzel, Achse und Blatt der Angiospermen einerseits, und andererseits der ihnen ähnlichen Organe, die man von einem theoretischen Standpunkte aus auch als umgestaltete Hauptorgane bezeichnet hat. Eine Arbeit, welche früher unter meiner Leitung von Herrn Schlickum (Morph. und anatom. Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter) ausgeführt wurde, machte den Anfang zu einer exakten Lösung dieser Aufgabe. Die hier vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Laubblattes und der „laubblattähnlichen" Knospenschuppen liefern."

Die bisher in der Literatur vorliegenden vergleichend anatomischen Arbeiten beziehen sich meist auf die vergleichende Darstellung morphologisch gleichwertiger Hauptorgane untereinander[1]) oder den Hauptorganen ähnlicher Organe untereinander.[2]) Eine Arbeit, die dieselbe Tendenz verfolgt wie die vorliegende, ist die von Heidrich (Halle 1890). Heidrich vergleicht Laubblätter und Zwiebelschalen einiger Zwiebelgewächse, bringt aber im ganzen nur wenig ausführliche Darstellungen, und geht nicht weiter auf die Übergangsformen zwischen den einzelnen Blättern, noch auf die mikrochemische Struktur der verglichenen Gewebe ein.

---

[1]) z. B. Haberlandt, Vergl. Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. (Pringhs Jahrb. 1882.) Ferner A. Prause, Beiträge zur Blattanatomie der Cupressineen. Diss., Breslau 1909 (Vergleich zwischen Jugend- und Altersblättern. Siehe auch die Literatur über Licht- und Schattenblätter).

[2]) z. B. L. Müller, Grundzüge einer vergl. Anatomie der Blumenblätter. (Nov. Act. Carol. Leop. 1893.) Ferner von Tavel, Die mechanischen Schutzeinrichtungen der Zwiebeln. Ber. d. d. bot. Ges. 1887 (Anatomie der Zwiebelschuppen).

Auf die zahlreichen vorliegenden Arbeiten und Bemerkungen, welche nur die äußerlich morphologischen Tatsachen bei der vergleichenden Betrachtung von Haupt- und Nebenorganen berühren, wollen wir hier nicht näher eingehen.

Herr Prof. Meyer wünschte also vor allem eine Klärung der Tatsachen, welche sich aus der Entwicklungsgeschichte der Knospenschuppen ergeben müssen, insofern als wir es mit „laubblattähnlichen" Gebilden zu tun haben.

Es wurde jedesmal möglichst dasjenige Entwicklungsstadium der Blattanlage aufgesucht, auf welchem beide, Laubblatt und Knospenschuppe, übereinstimmen und von welchem aus die verschiedenartigen Weiterentwicklungen, einerseits zum fertigen Laubblatt, andererseits zur fertigen Knospenschuppe hin erfolgen. Um die Art und Größe der verschiedenartigen Ausgestaltung festzustellen, wurde die vergl. Untersuchung in zweierlei Weise ausgeführt. Zunächst wurden die Teile des sich entwickelnden Laubblattes, welches auf der Stufe der Entwicklung steht, auf der eine entsprechende Blattanlage direkt zur Knospenschuppe umgestaltet wird, verglichen mit der fertigen Knospenschuppe; ferner aber wurden diejenigen Teile des fertigen Laubblattes, als deren Umgestaltungen die Knospenschuppe betrachtet werden kann, mit der fertigen Knospenschuppe verglichen. Bei den einer monographischen Beschreibung unterzogenen Species wurden stets sämtliche Knospenschuppen der Knospe untersucht und damit zugleich einerseits die übereinstimmenden, andererseits die die aufeinanderfolgenden Schuppen unterscheidenden anatomischen Merkmale hervorgehoben.

Wir geben im folgenden auf Grund der bisherigen Literatur und der eigenen Untersuchungen zunächst eine Übersicht über die morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse der Knospenschuppen, ferner in einem weiteren Kapitel eine Darstellung der die Knospenschuppen betreffenden anatomischen Tatsachen. Weiter folgen Einzeluntersuchungen, und schließlich noch eine Darstellung über die die ganzen Knospen betreffenden Schutzeinrichtungen.

II. Morphologische Charakterisierung und die morphologischen Gruppen der Knospenschuppen.

Man kann die Anatomie der Knospenschuppen selbstverständlich nur vollkommen verstehen, wenn man auch ihre morphologische Entwicklungsgeschichte berücksichtigt, im Vergleich mit der Entwicklungsgeschichte des normalen Laubblattes, wie Goebel es zuerst ausführlich gemacht hat. Fast alle früheren Autoren, welche sich mit den Knospenschuppen beschäftigt haben, haben die Entwicklungsgeschichte außer Acht gelassen, und die Anatomie wesentlich vom Standpunkte der Physiologie aus untersucht. Wir wollen die morphologische Verschiedenheit der Knospenschuppen als erstes Prinzip ihrer Einteilung benutzen und

dann die dadurch erhaltenen verschiedenen Gruppen für sich vom anatomischen Gesichtspunkt aus weiter in Typen aufspalten, wobei wir dann sehen werden, daß zu verschiedenen morphologischen Gruppen gehörige Knospenschuppen auf ihren verschiedenen Entwicklungswegen zu ähnlicher anatomischer Ausbildung gelangt sind.

Daß die Knospenschuppen, wie Herr Prof. Meyer die Tatsache hypothesenfrei ausdrückt, „laubblattähnliche" Organe sind — dem Laubblatt relativ ähnlich, sowohl in bezug auf den Ort ihrer Entstehung, als auch der morphologischen und anatomischen Entwicklungsgeschichte, und in ihrer definitiven Ausgestaltung —, ist schon lange einigermaßen bekannt. Ebenso ist die Tatsache schon früh bekannt, daß diese Ähnlichkeit mit dem Laubblatte nicht bei allen Knospenschuppen derselben Art ist, sondern daß hier entwicklungsgeschichtliche und daraus sich ergebende morphologische Verschiedenheiten herrschen.

So unterscheidet beispielsweise A. P. De Candolle (1828) je nach den verschiedenen Teilen der blattartigen Organe, welche die Knospen bilden: blättrige Knospen (bourgeons foliacés), blattstielige Knospen (b. pétiolaires), nebenblättrige Knospen (b. stipulacés), falls die Nebenblätter nicht mit dem Stiel verwachsen sind und Stützenknospen (b. fulcracés), wenn die Nebenblätter mit dem Blattstiel verbunden die Schuppen bilden. Bischoff (1833, p. 232 ff.) sagt: „Man kann meist sehr schön die stufenweise Umwandlung der reinen Blattform in die Gebilde der Knospendecke und zugleich die wahre Natur der letzteren erkennen. Nicht immer geht das ganze Blatt in die Knospendecke ein (syringa), oft ist die Knospendecke nur durch umgewandelte Blattstiele gebildet (aesculus), oder es nehmen Nebenblätter an der Bildung der Decke teil; oder endlich sind es die Nebenblätter allein, welche als Knospendecke auftreten, wobei sie manchmal ihr eigenes Mittelblatt schützen (fagus)". Ferner sagt Schleiden (1846): „Wichtig sind die Knospen mit unterbrochener Vegetation. Die äußersten Blätter sind bei ihnen eigentümlich modifiziert. Man nennt sie Knospendecken (tegmenta) und unterscheidet nach ihrem Ursprung: tegm. foliacea, (fagus, aesculus), tegm. stipulacea (carpinus, corylus, betula), tegm. vaginalia (allium, lilium)".

Duchartre (1876, 510) gibt wieder eine Einteilung in vier Gruppen: „Dans certains cas, les écailles ne sont pas autres chose, que des feuilles restées dans un état fort imparfait, comme dans le Lilas, le Myrtille etc.; on dit, ces bourgeons foliacés. Ailleurs c'est seulement la base de pétioles, qui s'est modifiée en écailles, ce qu'on indique par la dénomination de bourgeons pétiolacés; assez souvent ces écailles sont formées par des stipules modifiées ou non dans leur manière d'être naturelle, comme dans plusieurs de nos arbres forestiers (Hêtre etc.) ce qu'exprime la qualification de bourgeons stipulacés; enfin dans les Rosiers les stipules adhérant aux deux côtés de la base du pétiole, on trouve dans les écailles ces deux parties unies; cette nature d'écailles fait appeler les bourgeons, qui la présentent fulcracés (de fulcrum)." Diese Einteilung, welche ja mit derjenigen von Bischoff im Wesen

übereinstimmt, entspricht am besten den Tatsachen und ist auch am meisten zufriedenstellend innerhalb der durch die in der Natur vorhandenen zahlreichen Übergänge oft nur wenig scharf zu ziehenden Grenzen zwischen den einzelnen Gruppen. Es finden sich derartige Übergänge sowohl zwischen verschiedenen zu verschiedenen Gruppen gehörigen Species, wie auch zwischen morphologisch verschiedenen Schuppen bei ein und derselben Species, wie noch im speziellen Teile dieser Arbeit näher durch Beispiele erläutert werden soll.

Velenovsky (1907) sagt in dem diese Fragen behandelnden Kapitel seiner übrigens in häufigen Punkten unrichtigen und durch unzutreffende Beispiele gestützten Arbeit: „Die Niederblätter und Knospenschuppen verhalten sich vermöge ihrer Ausbildung verschiedenartig. Im ganzen lassen sich aber 2 Fälle unterscheiden, ob nämlich die grünen Blätter Nebenblätter tragen oder nicht. Im letzteren Falle werden sie kleiner, verlieren die Spreite, und der Blattstiel selbst oder das ganze Blatt verwandelt sich in eine Schuppe. Wenn aber die Nebenblätter entwickelt sind, so verwandeln sich dieselben in Hüllschuppen, während die Spreite in Gestalt einer rudimentären Spitze verschwindet. Manchmal finden wir auch dort, wo die grünen Blätter keine Nebenblätter besitzen, in den Knospenschuppen am Blattstiel, deutlich häutige Nebenblätter mit verkümmerter Spreite, bis schließlich eine einfache Schuppe mit unbedeutender Spitze entsteht, welche der Spreite entspricht. Die Schuppe entspricht dem Blattstiel mit Nebenblättern. Dort, wo die Nebenblätter deutlich entwickelt sind, abortiert die Spreite und bildet sich aus den Nebenblättern eine Knospenschuppe."

In den bisher zitierten Einteilungsversuchen der Knospenschuppen ist der Unterschied zwischen Blattgrund und Blattstiel noch keineswegs betont. Aus den neueren Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Blattes, vor allem den Untersuchungen von Eichler (1861), Goebel (1883), Prantl (1883), Deinega (1889, dort auch die ältere Literatur) und anderen hat sich ergeben, daß der Blattgrund schon sehr früh sich zugleich mit der Laminaranlage aus dem Primordialblatt herausdifferenziert, stets vorhanden und wesentlich vom Blattstiel zu unterscheiden ist, der erst sekundär entsteht und dessen Ausbildung auch ganz unterbleiben kann. Wir werden aus den Untersuchnngen über den Schutz der ganzen Knospe in einem späteren Kapitel noch sehen, daß der Blattgrund ganz selbständig und unabhängig vom Blattstiel gewisse ihm eigentümliche Funktionen übernehmen kann, und auch aus dem Grunde als ein selbständiges Organ aufgefaßt werden kann, dessen Aufgabe durchaus nicht damit erschöpft ist, das Laubblatt zu tragen oder als Gelenk zu fungieren.

Goebel, dessen klassischen Untersuchungen (1880) wir erst eine vollständige Klärung der vorliegenden Fragen verdanken, drückt sich folgendermaßen aus: „Die echten Knospenschuppen sind nichts anderes, als mehr oder weniger veränderte Laubblätter, es findet hier eine wirkliche, reelle Metamorphose der Anlage eines Organs in ein anderes statt." Es ist das Verdienst Goebels, die Goethe'sche idealistische Metamorphosenlehre, wie wir sie z. B.

auch noch bei Hanstein (1882) dargestellt finden, beseitigt und durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen die verschiedenen Blattformen als tatsächliche Metamorphosen gleicher Blattanlagen erkannt zu haben. Auf eine Gleichartigkeit von Schuppen- und Laubblattanlage lassen schon die beim Treiben der Knospen so häufig auftretenden charakteristischen Mittelbildungen zwischen Schuppe und Laubblatt schließen; von den überaus zahlreichen Beispielen seien nur *Fraxinus* und *Aesculus parviflora* angeführt. Grüß (1885) erwähnt p. 6, daß bei *Picea* zuweilen bei günstiger Nahrungszufuhr und Herbstwärme die noch meristematischen Schuppenanlagen sich zu Blattorganen ausbilden, welche zwischen Nadel und Schuppe die Mitte halten. Goebel gelang es ferner, experimentell aus Anlagen, welche sich normal zu Knospenschuppen entwickelt hätten, Mittelstufen oder sogar direkt echte Laubblätter zu erzielen. Er sagt darüber (1883, p. 248): „Daß die Knospenschuppen aus Laubblattanlagen hervorgegangen sind, läßt sich nicht nur auf vergleichend-entwicklungsgeschichtlichem Wege, sondern auch experimentell nachweisen, indem man die zu Knospenschuppen bestimmten Laubblattanlagen veranlassen kann, zu Laubblättern zu werden" (vergl. *Prunus padus*).

Wir wollen uns im folgenden wesentlich an die Arbeit von Goebel anlehnen, der eben seine Untersuchungen vom Standpunkte der neueren entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen aus angestellt hat. Goebel stellt wieder 3 Kategorien von Knospenschuppen auf: 1. solche, die sich aus ganzen Laubblattanlagen umgebildet haben; 2. solche, die durch Veränderung des Blattgrundes entstehen.

Goebel sagt: „Auch in jungen Stadien der Laubblattentwicklung sitzt einem breiten Blattgrund eine kleine Laminaranlage auf. Letztere verkümmert, wenn das Blatt zu einer Schuppe werden soll, und der Grund entwickelt sich allein weiter. Ein Blattstiel wird nicht entwickelt. Der Blattgrund ist bei den Schuppen stufenweise (von den niederen zu den höher stehenden) weiter differenziert." Goebel legt hier wie auch in seinen folgenden Untersuchungen den Hauptwert darauf, daß die Knospenschuppen Hemmungsbildungen sind, daß gewöhnlich die äußeren Schuppen auf einer früheren Stufe ihrer Entwicklung stehengeblieben sind als die inneren, letztere also eine immer weiter fortgeschrittenere, schließlich eine den ihnen morphologisch entsprechenden Teilen des Laubblattes nahekommende Differenzierung (quantitativer Art) aufweisen. Wir wollen ebenfalls zuerst von diesem Gesichtspunkte aus jedesmal unsere Untersuchung anstellen, um die morphologische Gruppe zu bestimmen, der die Knospenschuppen einer Species angehören; ferner nehmen wir noch einen zweiten Gesichtspunkt hinzu, nämlich den, daß nach einer auf einer gewissen Entwicklungsstufe erfolgten Hemmung eine gerade für die physiologische Leistungsfähigkeit der Schuppe wichtige und interessante Weiterentwicklung qualitativer Art erfolgt, und wir werden dann feststellen können, daß diese Art der weiteren Differenzierung gerade umgekehrt, jetzt bei den äußeren Schuppen stärker erfolgt, was eben seinen Grund darin hat, daß die äußeren Schuppen eine im

Beginn der Weiterdifferenzierung größere Plastizität der Zellen besitzen, da ihre Hemmung auf einer entwicklungsgeschichtlich früheren Stufe erfolgt als bei den inneren Schuppen. Wir werden also unser Augenmerk in zweiter Linie darauf richten, festzustellen, zu welchem Resultat diese Differenzierung führt, und wie sich dieses Endresultat vom fertigen Laubblatt unterscheidet.

Goebel erwähnt im Anschluß an diese zweite Kategorie eine weitere Art von Knospenschuppen, welche „entsteht durch Umbildung aus der Laubblattanlage, während diese schon aus dem Blattgrund die Stipulae zu entwickeln begann. Diese Schuppen entsprechen aber wieder einer Weiterbildung des Blattgrundes und nicht etwa Nebenblättern." „Bei der dritten Kategorie dagegen werden die Knospenschuppen durch die Stipulae selbst gebildet." Goebel ordnet also diejenigen Schuppen, an deren Bildung die Nebenblätter, wenn auch noch nicht unter sich und vom eigentlichen Blattgrundgewebe getrennt, teilnehmen, der zweiten Kategorie, den Blattgrundschuppen, unter. Für die den völlig getrennten Nebenblättern entsprechenden Knospenschuppen bildet er die dritte Kategorie. Ähnlich klassifiziert van Tieghem (1889) die Knospenschuppen. Er sagt p. 266: „En observant les transitions entre les écailles internes et les feuilles externes du bourgeon on peut décider quelle est la partie de la feuille, qui a formé l'écaille le reste ayant avorté", und unterscheidet 3 Typen: 1. l'écaille résulte du developpement du limbe; 2. l'écaille résulte du developpement des stipules; 3. l'écaille résulte du developpement de la gaine.

Wir spalten, indem wir im übrigen die Einteilung Goebels beibehalten, in unserer Darstellung die 2. Kategorie Goebels in 2 Gruppen auf und ordnen diejenigen Knospenschuppen in die 1. Gruppe ein, welche allein aus der Anlage eines Blattgrundes (ohne Nebenblätter) hervorgegangen sind, während wir in der 2. Gruppe alle diejenigen Knospenschuppen vereinen, bei denen der Blattgrund schon mit der Differenzierung der Nebenblätter begonnen hat, ohne die Nebenblätter jedoch vollständig auszugestalten. Wir kommen der Art der Einteilung nach somit wieder auf den Standpunkt von Bischoff und Duchartre zurück. Auch Henslow (1909) gibt eine derartige 4 morphologische Gruppen umfassende Einteilung der Knospenschuppen.

Wir teilen also die Knospenschuppen im weitesten Sinne in folgende 4 morphologische Gruppen ein:

1. Gruppe: Die Knospenschuppen sind entstanden aus der Anlage eines ganzen Blattes.

2. Gruppe: Die Knospenschuppen sind entstanden aus der Anlage eines Blattgrundes.

3. Gruppe: Die Knospenschuppen sind entstanden aus der Anlage eines Blattgrundes, der bereits die Nebenblätter zu differenzieren begann, ohne die Nebenblätter jedoch völlig auszubilden.

4. Gruppe: Die Knospenschuppen sind entstanden aus der Anlage der vom Blattgrund völlig differenzierten Nebenblätter.

Es sei hier darauf hingewiesen, daß den Nebenblättern eine wichtige Rolle für den Schutz der Knospe zukommt, was für die Bedeutung dieser Organe jedenfalls von Interesse ist (cf. auch p. 88). Ich fand in allen Fällen, in denen die Laubblätter Nebenblätter besitzen, die Nebenblätter an dem Aufbau der Knospenschuppen der betreffenden Species beteiligt, auch dann, wenn die an den Laubblättern ausgebildeten Nebenblätter nur von vorübergehender Dauer sind.

Wir werden die untersuchten Knospenschuppen immer dadurch charakterisieren, daß wir angeben, welcher von den 4 morphologischen Gruppen die betreffende Knospenschuppe angehört; zuweilen ist auch der kürzeren Ausdrucksweise halber gesagt: Die Knospenschuppe entpricht dem ganzen Blatt und so fort. Unsere 4. Gruppe entspricht also der 3. Kategorie Goebels.

Ordnet man die Pflanzenspecies nach der Morphologie ihrer Knospenschuppen in verschiedenen Gruppen an, so findet man in zahlreichen Fällen systematisch nahestehende Species auch in derselben Gruppe vereint; jedoch ist dies durchaus nicht immer der Fall, vielmehr sind häufig Species ein und derselben Familie in verschiedene Gruppen einzuordnen. Goebel (1880) sieht einen Grund für das Vorkommen von Schuppen, die zu verschiedenen morphologischen Gruppen gehören, innerhalb einer Familie darin, daß „die Umbildung der Blattlamina hauptsächlich bei solchen Pflanzen erfolgt, bei denen die Laubblattspreite wenig gegliedert ist, während sonst meist der Blattgrund zur Schuppe wird." So entsprechen z. B. die Knospenschuppen der fiederblättrigen Fraxinus-Species dem Blattgrunde, während andere Oleaceen (*Syringa, Forsythia, Ligustrum*) Schuppen besitzen, die der ersten Gruppe angehören. Jedoch ist dieser Gesichtspunkt, wie auch Goebel schon andeutet, nicht in allen Fällen geltend. So besitzen z. B. nach meinen Beobachtungen *Smilax, Azalea, Hydrangea*[1]) Knospenschuppen, die dem Blattgrunde entsprechen, obgleich die Laubblätter dieser Species einfach sind. Für *Caltha palustris* gibt Goebel (1889) selbst an, daß die Knospe von der sogenannten Axillarstipel umschlossen sei, welche eine ochrea-artige Ausbildung des Blattgrundes ist. Die Ausbildung morphologisch verschiedenartiger Knospenschuppen bei Species mit ähnlich geformten Laubblättern zeigt sich sogar innerhalb ein und derselben Familie; so fand ich bei *Wistaria* Knospenschuppen vom Typus der 4. Gruppe, während *Caragana*, eine ihr nahestehende Leguminose, Schuppen besitzt, die der 3. Gruppe angehören. Nachfolgend geben wir auf Grund eigener Untersuchungen wie nach Angaben aus der Literatur eine nach den morphologischen Gruppen ihren Knospenschuppen eingeteilte Übersicht der untersuchten Species.

I. Gruppe: *Abies, Anaphalis, Azalea, Camellia, Chenopodium bonus Henricus, Circaea, Cornus, Crataegus, Daphne,*

[1]) Bei *Hydrangea scandens* fand ich noch Ende Februar die Schuppen fast stets alle frisch und lebend, während Schneider (1903, p. 202) 4—6 trockenhäutige Schuppen fand.

Dictamnus, Dierrilla, Euphorbia, Evonymus, Forsythia, Gratiola officinalis, Halesia, Hieracium, Hypericum calycinum, Ligustrum, Lonicera, Lycopus, Mentha, Pinus, Scrophularia, Stachys alpina, Stachys palustris, Stuartia, Symphoricarpus, Syringa, Taxus, Veronica, Viburnum dentatum, Xanthoceras.

II. Gruppe: *Acer, Adonis, Adoxa, Aesculus, Anaphalis, Anemone, Azalea, Berberis, Caltha palustris, Chenopodium bonus Henricus, Chrysosplenium, Crataegus, Cycas, Cytisus, Dentaria, Gingko, Hieracium, Hydrangea, Isoëtes, Juglans, Lonicera alpigena, Mahonia, Petasites, Prunus padus, Rhamnus, Rhododendron, Rhodotypos, Ribes, Rubus, Sambucus, Saxifraga, Smilax, Stachys alpina, Struthiopteris, Valeriana, Viburnum dentatum, Xanthoceras.*

III. Gruppe: *Caragana, Colletia, Crataegus, Glycerrhiza, Indigofera, Kerria, Liquidambar, Pirus, Polygonum, Prunus, Rhamnus, Rheum, Rubus, Rumex, Rhodotypos, Rosa.*

IV. Gruppe: *Alnus, Betula, Carpinus, Castanea, Corylus, Fagus, Morus, Ostrya, Populus, Quercus, Rhamnus, Tilia, Ulmus.*

Nicht nur finden wir, wie oben erwähnt, verschiedene Spezies einer Familie, sondern auch ein und dieselbe Spezies in verschiedenen Gruppen verzeichnet *(Crataegus)*, da die Schuppen solcher Spezies in ihrer Gesamtheit, d. h. in ihrer Aufeinanderfolge an der Knospenachse verschiedenen morphologischen Gruppen angehören. Solche Spezies, deren Knospenschuppen zum Teil eine vermittelnde Stellung zwischen mehreren Gruppen bilden, wurden so mit gesperrtem Druck eingeordnet, wie es der Hauptmenge der Schuppen entspricht, und in den Gruppen, zu welchen sie Übergänge bilden, mit einfachem Druck wiederholt. Eingehenderes über solche Verhältnisse findet sich dann an den betreffenden Stellen des speziellen Teiles jedesmal angegeben.

Es sei hier noch erwähnt, daß eine Anzahl von älteren (Henry 1836 u. 1846, Willkomm 1880) und neueren (Schneider[1]) 1903) Arbeiten allgemein die äußerlich morphologischen Verhältnisse der Knospen behandeln, ohne auf eine Gruppierung der Knospenschuppen einzugehen.

III. Ueber die Beziehungen der Knospen und Knospenschuppen zum Klima der Standorte der verschiedenen Spezies. Offene Knospen.

Grüß (1885) glaubte nachgewiesen zu haben, daß einige Koniferen-Gattungen mit weitem Verbreitungs-Areal in dem anatomischen Bau ihrer Knospenschuppen an das Klima ihres Standortes angepaßt seien. Schumann (1889) hat jedoch in seiner Arbeit gezeigt, daß die von Grüß gemachten Voraussetzungen durchaus nicht einwandfrei sind, und daß eine derartige Beziehung zwischen dem anatomischen Bau der Schuppen, nebst deren An-

[1]) Dendrol. Winterstudien; dort auch die übrige dendrol. Literatur.

ordnung in der Knospe einerseits und den klimatischen Verhältnissen des Standortes andererseits, nicht nachweisbar ist.

Wir können über diese Beziehung, da uns die für ihre Beurteilung nötige Bekanntschaft mit den phylogenetischen Verhältnissen fehlt, nichts aussagen. Wohl war zu erwarten, daß sich zwischen den mit verschiedenartigem Knospenschutz ausgestatteten Spezies und der Art ihrer Verbreitung über die auf der Erde heute vorhandenen klimatischen Zonen einige Relationen auffinden ließen, insofern, als in periodisch oder dauernd rauhen oder trockenen Klimaten Pflanzen ohne geeignete Beschützung ihrer Vegetationspunkte nicht fortkommen können. Dies ist natürlich eine ganz andere Frage, deren Erkenntnis uns einen Grund für die Ausbildung der Knospen und ihre Ausstattung mit Knospenschuppen nicht liefern kann. Wir finden in der Literatur zahlreiche zerstreute Angaben über das Vorkommen verschiedenartig ausgestalteter Knospen an klimatisch verschieden ausgeprägten Standorten und wollen einige dieser Angaben im folgenden hervorheben.

Nach Schimper (1898) ist der Typus der Winterknospen mit ihrer mächtigen, trockenen Schuppenhülle und ihrer reichen Gliederung dem immerfeuchten Walde fremd, während er in trockenen Wäldern und Savannen wieder auftritt. „In den tropischen Gebieten mit ausgeprägten Trockenzeiten sind die Laubknospen mit einer eben so starken, oder noch stärkeren schützenden Schuppenhülle versehen, als bei den Bäumen der temperierten Zonen. Die Laubknospen der Holzgewächse im Regenwalde weisen einen scharfen Unterschied, je nachdem sie sich im aktiven oder ruhenden Zustande befinden, nicht auf. Die Ruheknospen sind im Regenwalde in der Regel sehr klein, häufig ohne jede Bedeckung durch Schuppen, ohne Schutz durch andere Pflanzenglieder; zuweilen sind sie allerdings auch von einem dichten Haarfilz oder von einer Art Firnis überzogen, oder schließlich von den Nebenblättern oder den Blattgründen der Stützblätter umhüllt."

Treub (1887) gibt an, daß, wenn Knospen und Knospenbeschützung auch in den tropischen Ländern meistens notwendig sind, die Art der Beschützung doch eine viel einfachere sein kann, als in den kälteren Gegenden; so bilden z. B. bei *Wormia ochreata* und *Leea Sundaica* 2 Flügel, welche sich unten am Blattstiel vorfinden, die einzige Bedeckung der Knospen. Bei *Tabernaemontana*, *Lactaria* und anderen besteht diese schützende Hülle nur aus einer dünnen Schicht eines wachsartigen Stoffes, der durch Kolleteren gebildet wird; bei *Chilocarpus* besteht diese Schicht aus einer glänzenden, hochroten Substanz.

Andererseits weisen aber auch tropische Pflanzen, selbst regenreicher Gegenden, Knospen mit echten Knospenschuppen auf, so daß also die Schimperschen Angaben nicht mehr in ihrer Allgemeinheit Gültigkeit haben. Darauf weist zuerst Holtermann (1907) hin. Er fand auf Ceylon verschiedene Bäume *(Litsaea, Actinodaphne)*, die in der regenreichsten Gegend der Insel wachsen und doch teilweise sehr deutliche Knospen mit großen Schuppen besitzen. Er konnte zeigen, daß diese Schutzmittel eine absolute

Notwendigkeit für das Fortleben der Pflanze sind, indem künstliches Entfernen Eintrocknen und Absterben der Knospe zur Folge hatte. Auch Diels (1906) gibt an, daß die so typische Winterregen-Vegetation Süd-West-Australiens viele Fälle echter Knospen-Beschuppung kennt, und erwähnt *Acacia, Melaleuca uncinata, Hakea ruscifolia.* Volkens (1890) beschreibt eine große Anzahl von Species, welche ausgesprochene Xerophyten-Gebiete bewohnen, und deren Knospen jeglichen Schutzes durch Knospenschuppen entbehren, also „offen" sind, und deren Laubblätter bis zur völligen Entwicklung von reichlichen, aus Drüsenzotten stammenden Sekretmengen überzogen werden, und dadurch lackiert erscheinen (vergl. auch S. 23). Potter (1891) gibt eine Reihe tropischer Bäume an, deren junge, sich aus den Knospen entfaltende Laubblätter gegen Trockenheit und Hitze entweder durch Nebenblätter *(Artocarpus)* oder durch geeignete, vor den Sonnenstrahlen sichernde Stellungen, oder schließlich durch Gummi und Harzüberzüge geschützt sind (vergl. S. 88).

In den temperierten Zonen haben die immergrünen Gewächse im Gegensatz zu den oben erwähnten der tropischen Regenwälder meist geschlossene, d. h. mit Knospenschuppen versehene Knospen. Nach meinen Beobachtungen sieht man am Grunde der jungen Sprosse von *Buxus sempervirens* die oft mehrere Jahre hindurch stehen bleibenden 4—6 Schuppen. Bei *Osmanthus aquifolium* übernehmen in der Regel die 4 ersten Blätter die Schutzfunktion der Knospe, die 2 untersten bleiben am Grunde des Sprosses als trockene, braune Schuppen stehen, während die beiden folgenden am Ende des ersten Internodiums sichtbar sind als ganzrandige, zarte kleine grüne Blättchen, die keinen Blattstiel entwickelt haben. Bei anderen immergrünen Gewächsen fallen die Schuppen frühzeitig ab, so bei *Ilex aquifolium* und *Prunus laurocerasus*, bei denen je eine größere Anzahl von Schuppen den Laubblättern vorangehen. Auch *Berberis aquifolium* besitzt zahlreiche Schuppen, welche dem Blattgrunde entsprechen.

Offene Knospen. Wir haben oben bereits des öfteren von offenen Knospen gesprochen und wollen nun etwas näher an der Hand eines speziellen Beispiels darauf eingehen. Offen nennen wir solche Knospen, bei denen selbst die äußersten Blattanlagen sich zu Laubblättern entwickeln, im Gegensatz zu den geschlossenen Knospen, bei denen dies nicht der Fall ist, die also Knospenschuppen besitzen. Während wir soeben sahen, daß die Knospen unserer einheimischen, immergrünen Gewächse — dies gilt auch von den Koniferen — häufig von einer mehr oder weniger großen Anzahl von Niederblättern umhüllt sind, finden wir andererseits, daß manche, regelmäßig laubwerfende Bäume und Sträucher durch den Besitz von offenen Knospen ausgezeichnet sind, so z. B. *Viburnum lantana, Pterocarya caucasica, Juglans cinerea, Rhamnus frangula,* ferner nach Feist: *Ptelea, Sophora, Rhus glabra*, nicht jedoch *Viburnum dentatum,* wie Feist irrtümlich angibt. Solche Knospen entbehren jedoch im allgemeinen durchaus nicht jeglichen Schutzes, so sind z. B. die Blätter von *Viburnum lantana* in der Knospenlage dicht aneinandergepreßt und mit einem außerordentlich dichten

Kleide von Schuppenhaaren versehen. In ihrer sonstigen Anatomie verhalten sich die einzelnen Blätter indes nicht verschiedenartig; wohl ist dies der Fall bei den ebenfalls offenen Knospen der in den höheren Gebirgslagen des Kaukasus heimischen *Pterocarya caucasica*, bei welcher die betreffenden Verhältnisse eingehend von mir untersucht wurden.

Bei den Knospen dieser Species werden die äußersten Blätter, obgleich sie später auch zu normalen Laubblättern werden, doch in ihrer anatomischen Struktur etwas anders als die inneren Blätter ausgebildet, nnd zwar derart, daß sie der Knospe einen gewissen Schutz zu bieten imstande sind. Für den anatomischen Vergleich wurden einerseits die äußersten Blätter von im Februar gesammelten Knospen, andererseits die innersten Blätter von fast schon völlig entwickelten Sommer-Laubsprossen ausgewählt, und zwar wurden solche Blätter miteinander verglichen, die die gleiche Größe, etwa 17—20 mm besaßen, also auf derselben Entwicklungsstufe sich befanden. Die Blättchen der jungen Fiederblätter sind um die Spindel nach der Unterseite zu zusammengefaltet, und dabei schräg nach der Spitze zu gerichtet. Geschnitten wurde zunächst die Übergangsstelle vom Blattgrund zum Blattstiel, welche bei den äußersten Blättern gerade in halber Höhe der Knospe liegt. In quantitativer Beziehung herrscht, wie zu erwarten, beim äußersten und inneren Blatt völlige Übereinstimmung, in qualitativer Beziehung jedoch erfährt das erste Blatt der Knospe eine dem inneren Laubblatt gegenüber andersartige charakteristische Ausbildung; diese Veränderung besteht in einer stärkeren mechanischen Ausstattung des äußersten Blattes. Die Epidermiszellen sind bei dem äußersten, wie bei dem inneren Blatt von gleicher Form, 12 μ hoch und 7—7,5 μ breit, die Membranen sind aber bei dem äußersten Blatt stärker verdickt, auch ist die Kutikula reichlich doppelt so dick (0,8 μ) wie bei dem inneren Blatt. Besonders charakteristisch tritt uns der Unterschied beider Blätter entgegen, wenn wir ihr Parenchym des Blattgrundes vergleichen. Dieses Gewebe besteht bei beiden aus ziemlichen weitlumigen, reichlich mit punktförmigen Tüpfeln versehenen Kollenchymzellen (s. Figur); während aber das Kollenchym der inneren Blätter nur wenig verdickte Ecken und deutliche dreieckige Interzellularen besitzt, weist das Kollenchym des ersten Blattes besonders starke Verdickungen, vorzüglich in den Ecken auf, so daß die Interzellularen oft völlig verschwunden sind. Sämtliche Blätter sind auch wieder mit kleinen, wenigstrahligen Schildhaaren besetzt. Es kommt hier also zu dem auch bei anderen offenen Knospen anzutreffenden Schutz durch starke Behaarung noch eine, die mechanische Festigung der Knospe verstärkende Ausstattung der äusersten Blätter hinzu.

Es sei hier noch erwähnt, daß zahlreiche Wassergewächse (*Ranunculus, Glyceria, Sparganium* und andere) durch den Besitz von offenen Knospen ausgezeichnet sind, also ohne besondere Vorkehrung oder doch wenigstens ohne Bildung von Niederblättern überwintern. Vergl. H. Schenk (1886) und H. Glück (1905/06).

IV. Die für die Knospenschuppen in Betracht kommenden anatomischen Tatsachen.

Übersicht über die bisherigen Arbeiten. Die Drüsenorgane der Knospen. Das Periderm. Die Metakutis. Das Metaderm. Füllstoff.

Übersicht über die bisherigen Arbeiten.

Von den vier oben beschriebenen morphologischen Gruppen sind nur die ersten drei im folgenden einer eingehenderen anatomischen Untersuchung unterworfen worden. Innerhalb dieser drei Gruppen wurde, wie schon erwähnt, eine weitere Einteilung in Typen nach anatomischen Gesichtspunkten gemacht. Ehe wir auf die darauf bezügliche tabellarische Übersicht näher eingehen, wollen wir einige allgemeine Bemerkungen über die in Betracht kommenden anatomischen Verhältnisse der Knospenschuppen vorausschicken und gleichzeitig einen kurzen geschichtlichen Überblick über die bisherigen, unsere Fragen betreffenden Bearbeitungen geben.

Spezielle Arbeiten über die Anatomie der Knospenschuppen lieferten: Arechoug (1871), Mikosch (1876), Adlerz (1881), Grüß (1885), Cadura (1886) und Schumann (1889).

Arechoug, dessen Arbeit mir selbst nicht zugänglich war, kommt, wie Schumann in seiner Einleitung erwähnt, zu dem Resultat, daß die Knospenschuppen bald vornehmlich aus Bastelementen bestehen (Cupuliferen und Pappeln), bald mit einer äußeren Korkschicht versehen sind (*Ulmus montana*), daß ferner die äußere Seite der epidermalen Zellen stark verdickt sein kann (Nadelhölzer), oder daß schließlich noch bei anderen Arten keiner der genannten Fälle eintritt.

Adlerz bringt die von ihm berücksichtigten Holzarten nach dem anatomischen Bau ihrer Knospenschuppen in 8 Typen unter, die er je nach einer charakteristischen Holzart benennt, und die er wieder in 3 Haupttypen, den sekretführenden, sklerenchymführenden und korkführenden Knospenschuppen vereint. Auch Cadura bringt eine Typeneinteilung der untersuchten Pflanzen; er unterscheidet kollenchymatische, parenchymatische, peridermatische und stereidische Knospenschuppen. Die anatomischen Untersuchungen in beiden Arbeiten sind recht fehlerhaft, teils infolge schlechter Untersuchungsmethoden, teils durch den auch späteren Arbeiten selbstverständlich anhaftenden Mangel einer präzisen anatomischen Begriffsbestimmung der mit Suberinlamellen oder der mit kutisierten und metadermisierten Membranen versehenen Zellen.

Nach Grüß erleiden die Zellen des Grundparenchyms in den Knospenschuppen der Koniferen eine mechanische Verdickung oder sie bleiben dünnwandig; im letzteren Falle soll das Parenchym sehr bald verkorken, und zwar vorzüglich im mittleren und oberen Teil der Schuppe, während der untere Teil lebensfähige Zellen behält. Nur die äußersten Tegmente seien in der Regel vollständig abgestorben. Verf. erwähnt ferner das überaus häufige Vorkommen

der Sklerotisierung der Epidermiszellen, vorzüglich an der Unterseite der Schuppen; ob dieselben auch verholzt sind, geht aus der Arbeit, in der keine Angaben über die mikrochemischen Reaktionen gemacht sind, nicht hervor. Bei *Picea*-Arten und *Pinus cembra* waren, wie ich mit Phloroglucin nachprüfte, die sklerotisierten Epidermen, sowie die angrenzenden Mesophyllzellen stark verholzt. (Goebel erwähnt die Sklerotisierung der Schuppen von *Pinus austriaca*.) Die Knospenschuppen von *Pinus cembra* besitzen in dem unverdickten Teil des Mesophylls kutisierte Membranen, jedoch keine Suberinlamelle. Bei *Picea alba* fehlen sogar kutisierende Stoffe ganz; wohl sind auch hier die Membranen gegen Schwefelsäure widerstandsfähig und erscheinen auf frischen Schnitten braun, wir bezeichnen solche Membranen als metadermisiert, wie unten noch näher auseinandergesetzt werden wird. Wahrscheinlich dürfte die Metadermisierung des Mesophylls, wie sich aus den Angaben von Grüß vermuten läßt, eine bei den Koniferen ziemlich häufige Erscheinung sein.

Grüß hat, wie wir schon oben erwähnten, seine Untersuchungen unter dem Gesichtswinkel angestellt, daß die Knospenschuppen an Standort und Klima angepaßt seien und kommt zu dem Resultat, daß die Schutzeinrichtungen der Knospen sich nach den Anforderungen der klimatischen Einflüsse richten. Betreffs dieser Schlußfolgerungen sei hier nochmals auf die Kritik im Anhange der Schumann'schen Arbeit verwiesen. Daselbst findet sich auch eine kritische Beurteilung der Cadura'schen Arbeit.

Vor den drei zuletzt besprochenen Arbeiten finden wir bereits bei Mikosch (1876) und zwar hier zum ersten Male eine, wenn auch wenig ausführliche, so doch durchaus exakte anatomische Untersuchung der Knospendecken, bei welcher der vergleichend morphologische Gesichtspunkt im Auge behalten ist. Wir wollen die Hauptresultate seiner Arbeit, soweit sie sich auf die Vergleichung von Schuppen und Laubblättern beziehen, kurz zusammenfassen: „Das Hautgewebe der jungen Knospendecke ist immer gleich dem eines jungen Laubblattes, das mit ersteren auf demselben Standpunkt bezüglich der Differenzierung seiner Gewebe steht. Die Leitbündel im Tegment sind alle entweder gleich stark und anastomosieren dann, oder es wird ein starkes verzweigtes Leitbündel angelegt. Der Bau der Leitbündel der Schuppen zeigt viel Übereinstimmung mit dem des Laubblatteils, dem das Tegment morphologisch entspricht."

Mikosch hat wahrscheinlich für diesen Vergleich die inneren Schuppen der Knospen und die ersten jungen Laubblätter einander gegenüber gestellt. Wie aus der Tabelle in der Schlußbetrachtung dieser Arbeit deutlich hervorgeht, zeigt sich dort in der Tat recht häufig eine vorzüglich den Bau des Tracheenteils betreffende Übereinstimmung; bei den äußeren Schuppen treten dann allerdings andere Verhältnisse auf; anderseits finden sich auch, wie wir noch näher sehen werden, in bezug auf den Leitbündelverlauf bei den Schuppen und Laubblättern (bezw. Teilen von solchen) zuweilen weitgehende Differenzen.

Schumann bringt, indem er auf Grund eines reichen Beobachtungsmaterials die vorhergehenden Arbeiten weit überholt, eine recht ausführliche Übersicht über die anatomischen Verhältnisse der Knospenschuppen von Koniferen und dicotylen Holzgewächsen. Er behandelt in einzelnen Kapiteln in vergleichender Weise die Epidermis, das Periderm, die Lufträume, Sekretbehälter und Leitbündel. Schumann kam es hauptsächlich darauf an, die vorwaltenden mechanischen Verhältnisse klarzulegen, er geht daher nicht auf den anatomischen Vergleich der verschiedenen Schuppen einer Knospe untereinander (dies haben auch die früheren Autoren unterlassen), wie der Schuppen mit den Laubblättern, noch näher auf die mikrochemische Struktur des nichtmechanischen Gewebes ein. Er kommt zu dem Resultat, daß das mechanische Prinzip sowohl im anatomischen Bau der einzelnen Schuppen, wie auch in der Struktur der ganzen Knospe fast überall deutlich ausgeprägt ist. Er fügt noch hinzu, daß die Knospenschuppen, die doch Blattbildungen seien, ferner dadurch charakterisiert sind, daß sie kein Assimilationsgewebe, keinen Spaltöffnungsapparat, kein wohlverzweigtes und gut ausgebildetes Leitbündelsystem besitzen. Von diesen Kennzeichen findet sich allerdings nur das erste ausnahmslos nach den bisherigen Untersuchungen bestätigt.

Wiesner sagt in seiner Anatomie (1898): „Die Knospenschuppen der Laubknospen sind rudimentäre Laubblätter und stimmen deshalb in anatomischer Hinsicht mit denjenigen Teilen des Laubblattes, denen sie entsprechen, in vielen Punkten überein. Die untere Epidermis ist gewöhlich stärker verdickt als die obere, welche häufig harzige Substanzen sezerniert und welche dazu häufig mit besonderem Trichomkolleteren versehen ist. Die Oberhaut wird bei manchen Holzgewächsen durch ein Periderm ersetzt. Wenn das Laubblatt, dem das Tegment entspricht, ein kollenchymatisches Hypoderm führt, so tritt auch bei der Knospendecke starkes Kollenchym auf. Histologisch stimmen die Gefäßbündel der Laubblätter und Knospendecken ziemlich überein. Das Parenchym der Knospendecken ist nicht gegliedert, besitzt verdickte Zellen, führt allerdings manchmal Chlorophyll."

Fast das Gegenteil hiervon behauptet Droit (1908), wenn er sagt: „Leur (les écailles) similitude avec les feuilles végétatives s'arrête à la forme extérieure, bienque ces organes en soient manifestement des modifications. Ainsi qu' on va le voir, leur structure microscopique s'écarte foncièrement de celle des feuilles ordinaires." Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß Droit physiologische Experimente mit Knospen gemacht hat, indem er eine größere oder kleinere Anzahl von Schuppen entfernte und auf den übrigbleibenden Schuppen kutikulare Verdickungen feststellen konnte, oder indem er sämtliche Schuppen entfernte und durch verschiedene künstliche Umhüllungen ersetzte. Er sagt, aus seinen Versuchen gehe hervor, daß die Hauptrolle der äußeren Schuppen darin bestehe, die übrige Knospe gegen eine zu starke Transpiration während der schlechten Jahreszeit zu schützen.

Kurze Angaben über die Anatomie der Niederblätter im allgemeinen finden sich allenthalben in der Literatur verstreut, so über die Niederblätter der Ranunculaceen bei Goffart (1901), über die Knospenschuppen der Kirschen bei Seyot (1906) usw., indes sind diese Angaben so lückenhaft, daß wir nicht näher darauf einzugehen brauchen.

Die Drüsenorgane der Knospen. Über die an Knospen vorkommenden Drüsenorgane liegen mehrere Arbeiten in der Literatur vor. Die erste Arbeit, welche ausführlicher diese Frage behandelt und vorzüglich für die morphologische Charakterisierung des Drüsenapparates grundlegend ist, ist die von Hanstein (1868). Hanstein beschreibt außer einzellreihigen Drüsenhaaren *(Geranium, Pelargonium)* mit einzelligem Drüsenköpfchen zahlreiche Drüsenzotten. Unter Drüsenzotten verstehen wir gestielte oder ungestielte Parenchymgewebe-Körper, die von einer sie mehr oder weniger bedeckenden Schicht von Drüsenzellen überzogen sind. Hanstein schlägt für diese sowohl an den Knospenschuppen wie an den jungen Laubblättern vorkommenden Drüsen wegen der Eigenschaft, durch ihre verschiedenartigen Sekrete die Blätter der Knospe aneinander zu leimen, den Namen „Kolleteren" vor. Hanstein beschreibt Kolleteren von sehr verschiedener Gestalt; bald sind sie mehrzellreihig, läppchenförmig (Polygonaceen), bald knopfförmig *(Aesculus, Alnus, Salvia)*, häufig auch kopf-, kreisel- und keulenförmig *(Cunonia, Ribes, Lonicera, Sambucus, Viburnum, Helianthus, Inula, Rhus, Datura, Nicotiana, Carpinus, Ostrya, Corylus, Azalea, Syringa, Forsythia, Asclepias)*, bald pappelförmig *(Coffea, Viola, Rosa, Pyrus, Prunus)*. Die Drüsenzotten stehen gewöhnlich direkt auf der Epidermis, nur bei *Platanus* beobachtete Hanstein zuweilen kleine Kolleteren, die auf den Abzweigungen vielarmiger Haare stehen.

Das Sekret der Drüsenzotten besteht meistens aus einem Gemisch von Harz und Schleim, das in Gestalt einer schaumigen, zähen Emulsion die Blattflächen bedeckt. Nur bei Polygoneen *(Rumex, Rheum, Polygonum)* wird ausschließlich Schleim sezerniert, bei Ribesarten überwiegt das Harz in starkem Maße. Das Sekret der auf den Blättern von Rhododendron vorkommenden Zotten besteht nach Kratzmann (1910) hauptsächlich aus einem ätherischen Öle und enthält nie Harz.

Während die meisten dieser Drüsen zu der Gruppe der blasigen Hautdrüsen (de Bary) zu stellen sind, bei denen das Sekret sich zwischen der Kutikula und der äußeren Wand der sezernierenden Zelle ansammelt, bilden andere *(Carpinus, Ostrya, Corylus, Azalea, Syringa, Forsythia)* einen Übergang zu den Zwischenwanddrüsen, indem bei ihnen das Sekret außerdem zwischen den Zellwänden der einzelnen Zellen auftritt.

Über die Art des Sekretionsvorganges waren lange verschiedene auseinander gehende Ansichten herrschend, über die Tschirch in seinem Buche über die Harze und die Harzbehälter (1900) eine zusammenfassende Darstellung gibt. A. Meyer hatte schon 1879 einwandfrei nachgewiesen, daß das Sekret bei den inneren Drüsen

einiger Rhusarten jedenfalls niemals im Innern der Zellen zu finden ist. Tschirch und Tunmann weisen dasselbe in ihren ausführlichen Untersuchungen nach und leiten daraus die Folgerung ab, daß der Ort der Entstehung des Drüsensekretes nicht in das Innere der Sekretzellen, sondern unterhalb der Kutikula in eine Schicht zu verlegen sei, welche zur Wand der sezernierenden Zelle gehört und aus welcher das Sekret durch Umwandlung entstünde. Auch Haberlandt (1909) bekennt sich auf Grund von Nachuntersuchungen zu dieser Ansicht. Bei der Drüsenzotte der Rubiaceen erfolgt nach Krause (1909) die Harzsekretion ebenfalls subkutikular.

Es ist hier nicht unsere Sache, über die Leistungen der verschiedenen Trichom-Sekrete zu diskutieren; wir beschränken uns darauf, einige diesbezügliche Angaben aus der Literatur anzuführen. Hanstein hat in seiner Arbeit darauf hingewiesen, daß der Drüsenapparat gerade für das Wachstum der jüngsten Teile von Bedeutung sein muß, sowohl dadurch, daß die sezernierenden Trichome so auffallend früh, allen anderen Teilen vorauseilend, entwickelt sind, als auch dadurch, daß die Blätter oder Blattglieder, von denen sie getragen werden, ihrerseits den übrigen Blättern in der Entwicklung voraneilen. Hanstein faßt seine Beobachtungen dahin zusammen, daß eine reichliche Bekleidung mit Trichomen, speziell also auch mit Drüsenhaaren, einen Schutzapparat zur Verminderung der Transpiration und zur Erhöhung der Turgeszenz ausmache, womit die durch die Versuche von Hofmeister und von Sachs für eine günstige Entwicklung der Knospen geforderte Bedingung geschaffen sei Volkens (1890) sagt in bezug auf die Hansteinschen Beispiele, in welchen die Sekretion für die Laubblätter nur solange Bedeutung hat, als sie im Knospenzustande verharren: „Die „Kolleteren", die hier auf den Blattflächen selbst verteilt sind, stellen mit dem Aufbrechen der Knospe entweder ihre Tätigkeit überhaupt ein und fallen ab, oder aber sie rücken, wie es Hanstein z. B. für *Ribes* angibt, soweit auseinander und produzieren hinfort so geringe Mengen von Harz, daß ein Überfließen auf die weiten Epidermisareale zwischen ihnen nicht mehr stattfindet." Ich selbst konnte beobachten, daß die am Blattgrunde von *Acer pseudoplatanus* vorhandenen Drüsenzotten im Sommer infolge einer unter der Epidermis eintretenden Peridermbildung absterben. Die von Krause (1909) beschriebenen Harz sezernierenden Drüsen an den Nebenblättern der Rubiaceen stellen ihre Tätigkeit ebenfalls bald nach dem Entfalten der Laubblätter ein und fallen ab oder schrumpfen zusammen. Auch Rauter (1871)[1]) weist darauf hin, daß die meisten Drüsenhaare, sowie der Wollüberzug an den Blättern vieler Laubbäume während oder nach dem Entfalten der Knospe abfallen.

Allerdings führt Hanstein auch eine Reihe von Fällen an, in denen nicht allein die Knospen der betreffenden Species

[1]) Rauter geht in seiner Arbeit nicht näher auf die Drüsenorgane an Knospen ein; v. Höhnel (1881) hat nur innere Drüsen untersucht, vorzüglich deren Entstehungsweise. Martinet (1872) gibt eine Darstellung aller Arten von Sekretionsorganen, ohne besonders auf die an Knospen vorkommenden Organe einzugehen.

(Geraniaceen, Labiaten) stark verklebt, sondern auch die erwachsenen Teile oft noch deutlich klebrig gemacht werden, jedoch bei weitaus den meisten der von ihm untersuchten Knospen spielen die auf den jungen Laubblättern vorhandenen Drüsenzotten für die Weiterentwickung der Laubblätter keine oder kaum noch eine Rolle. Es ist nun interessant und für die Frage nach der Bedeutung der Sekretdrüsen von Wichtigkeit, daß es andererseits zahlreiche Fälle gibt, in denen die auf den Laubblättern vorhandenen Drüsenzotten keineswegs in so frühen Stadien der Laubblattentwicklung ihre Funktion einstellen und durch ihre weitere Tätigkeit auch für das erwachsene Laubblatt von Bedeutung sind. Beispiele für diese Fälle sind die Pflanzen mit „lackierten" Blättern. Volkens hat eine große Anzahl derartiger Pflanzen untersucht; er gibt an, daß bei weitem die größte Anzahl von ihnen überhaupt keine Ruheknospen besitzt. Die Laubblätter dieser Pflanzen sind mit Drüsenzotten besetzt, die nahezu bis zur völligen Entwicklung der Blätter stark sezernieren und so die ganze Blattfläche mit einer homogenen Sekretmasse überdecken. Volkens fand, daß fast alle angeführten Pflanzen ausgesprochene Xerophytengebiete bewohnen, und sieht in der Lackieruug ein Mittel, um die übermäßige Transpiration auf ein möglichst geringes Maß herabzudrücken.

Auch Haberlandt (1909) schreibt den Sekreten der Drüsenzotten in erster Linie eine Bedeutung für Transpirationserniedrigung zu. Nach Stahl (1888) sollen ätherische Öle, Harze und Schleim aussondernde Drüsen sehr häufig auch als Schutzmittel gegen Tierfraß, vorzüglich gegen Schneckenfraß fungieren. Ausgehend von den Polygoneen stellt Hunger (1899) betreffs der oberflächlichen Absonderung von Schleim in den Laubknospen die Ansicht auf, daß der Schleim gleichsam als Schmiere funktioniert, um den Reibungswiderstand, den die von der Scheide des nächst älteren Blattes eingehüllten Blätter beim Aufbruch der Knospe erfahren, zu überwinden.

Ich habe an einigen Beispielen Zählungen über die Dichte-Verteilung der Drüsen an den Blättern der Knospe unternommen und möchte hier die gefundenen Resultate anschließen. Im allgemeinen sind die Drüsenorgane in ihrer Verteilung — wie Hanstein schon angibt — nicht auf die Knospenschuppen allein beschränkt, bilden also auch in den meisten Fällen eine nicht allein für die Knospenschuppen charakteristische Eigenschaft, sondern sie finden sich oft auch an den jungen, in der Knospe eingeschlossenen Laubblättern, und zwar kann die Verteilung derartig sein, daß sie sich hauptsächlich auf den Schuppen vorfinden, oder in gleichmäßiger Anzahl auf Schuppen und Laubblättern, oder schließlich auch hauptsächlich auf den jungen Laubblättern. Als Beispiele des ersten Falles seien genannt: *Aesculus, Azalea, Acer pseudoplatanus*; in ziemlich gleichmäßiger Verteilung auf Schuppen und Laubblättern stehen die Drüsenzotten von *Syringa, Lonicera coerulea, Juglans, Rubus.* Gewöhnlich sind die mittleren Blätter am dichtesten mit Kolleteren besetzt. So stehen z. B. auf der Oberseite der äußersten Schuppen von *Syringa vulgaris* nur ver-

einzelte Kolleteren, während sie sich in gleichmäßiger Verteilung bis zu 600 pro qmm auf den inneren Schuppen wie auf den äußeren Laubblättern vorfinden.

Die Art der Verteilung der Drüsenzotten bei *Aesculus Hippocastanum* hat Hanstein (p. 172) schon beschrieben. Bei dieser Species finden sich auf den Laubblättern keine Drüsenzotten, sondern nur dichtgestellte dickwandige Wollhaare. Ich will die Verteilung der Drüsenzotten auf den Schuppen in Verbindung mit ihrer Dichte hier noch einmal ausführlicher angeben. Am ersten Schuppenpaar finden sich keine Drüsenzotten, bei einer Schuppe des zweiten Paares stehen auf der Oberseite 90 Zotten auf dem qmm, jedoch nur auf der Mittelzone, während sie am Rande wie auf der Unterseite fehlen; bei einer Schuppe des dritten Paares sind auf der Oberseite in gleicher Ausdehnung 65 Drüsenzotten pro qmm, zugleich auf der Unterseite vorzüglich am unteren Rande 18 Zotten pro qmm vorhanden; bei einer Schuppe des 4. und 5. Paares stehen auf der Oberseite keine Drüsenzotten mehr, wohl auf der Unterseite, und zwar beim 4. Paar auf der ganzen Fläche in einer Dichtigkeit von 60—70 qmm, beim 5. Paar vorzüglich an der Spitze in einer Dichtigkeit von 40 pro qmm.

Bei *Rheum raponticum* stehen bei der innersten Schuppe durchschnittlich höchstens 3 Schleimzotten auf dem qmm, auf dem Blattgrunde des ersten Blattes der Knospe dagegen 8—12 pro qmm. *Rheum* ist also ein Beispiel des dritten, oben erwähnten Falles der Drüsenverteilung. Ähnlich verhalten sich *Sambucus nigra, S. racemosa, S. Ebulus* und *Ribes,* bei welchen die Drüsenzotten auf den äußersten Laubblättern ebenfalls dichter stehen als auf den Schuppen. Bei *Ribes sanguineum* stehen auf den Schuppen die Drüsenzotten vorzüglich auf der Unterseite und treten zunächst am Rande auf; bei der vorletzten Schuppe kommen etwa 4 Drüsenzotten auf 1 mm des Randes, bei der letzten Schuppe die doppelte Anzahl, gleichzeitig finden sich bei dieser auf dem qmm der Unterseite ca. 60 Drüsenzotten; auf der Lamina des ersten jungen Blattes aus der Knospe ist die Anzahl der Drüsenzotten über doppelt so groß (125 pro qmm), nimmt aber nach dem Inneren der Knospe zu wieder ab, beträgt indes bei dem 2. Laubblatte noch ca. 100 pro qmm.

Ähnlich wie die bisher geschilderten Drüsenorgane funktionieren die den Laubblättern eigentümlichen und vorzüglich an deren Randsägezähnen auftretenden Sekretionsorgane, deren sezernierende Tätigkeit entweder in die Zeit des Knospenzustandes oder in spätere Altersstufen der Blätter fällt. Reinke (1876) hat unter Berücksichtigung der älteren diesen Gegenstand behandelnden Literatur eine ausführliche Arbeit hierüber geliefert. Nach Reinke ist das Sekret in der Knospe ein zäher, flüssiger Schleim oder Harz, am ausgebildeten Blatte nur eine wässerige oder etwas schleimige Flüssigkeit. „Der Form nach gruppieren sich die Drüsenorgane in eine Reihe, die folgende Typen umfaßt: *Kerria, Prunus, Betula, Corylus,* wo die sezernierenden Organe im ersten

Falle aus einem ganzen Blattabschnitt, im letzten Falle nur aus einem aufgesetzten Trichom besteht."

Das Periderm. Auf die allgemeine Morphologie und Anatomie, sowie auf die Definition des Periderms und der einzelnen Peridermzelle wollen wir hier nicht weiter eingehen, verweisen vielmehr auf die kritische Zusammenfassung des bisher darüber Bekannten in der Arbeit von Mylius (1912). Aus derselben Arbeit übernehmen wir hier auch die Ergebnisse bezüglich der physiologischen Funktionen des Korkes (p. 27). Danach ist der Kork durch seine Schwerdurchlässigkeit für Wasser befähigt, die darunter liegenden Pflanzenteile gegen Austrocknen zu schützen, und ebenso Wassereinwirkung von außen zu verhindern, ohne dabei die Transpiration zu unterbinden. Die in den Zellen eingeschlossene Luft bewirkt eine Isolation gegen Temperaturschwankungen, sodaß ein zu schnelles Erwärmen oder Abkühlen des Pflanzenkörpers dadurch verhindert wird. Ferner hat Kny nachgewiesen, daß der Kork ein vortrefflicher Schutz gegen die Angriffe von Pilzen ist, und Renthly zeigte, wie schwierig Bakterien durch den Kork hindurchzuwandern vermögen.

Die Ausbildung von Periderm scheint im allgemeinen normalerweise selten zu erfolgen bei Blattgebilden mit weit fortgeschrittener, bezw. dem (jungen) Laubblatte ähnlicher Differenzierung des Gewebes, speziell also z. B. bei inneren Schuppen, wie auch schon bei äußeren Schuppen dann, wenn sie einer Weiterbildung der ganzen Laubblattanlage entsprechen. Die mit Peridermen versehenen Schuppen gehören zu den am weitgehendsten veränderten, da es sich in diesen Fällen um eine dem Laubblatte nicht zukommende, quantitative Vermehrung des Gewebes, um eine für die Schuppen charakteristische Neuerwerbung handelt. An Knospenschuppen, welche dem ganzen Blatte entsprechen, fand ich nur in einem Falle regelmäßig Periderm ausgebildet, nämlich auf den Schuppen der unterirdischen Knospen von *Dictamnus*. Periderm ist sonst bei unterirdischen Knospen nur wenig verbreitet, ich fand es z. B. bei *Glycerrhiza;* wie von Tavel (1887) angibt, scheint Peridermbildung auch bei Zwiebelschuppen vorzukommen. Bei den Schuppen der anderen morphologischen Gruppen ist hingegen Peridermbildung (bei oberirdischen Knospen) ziemlich verbreitet (s. auch die Tabelle auf S. 28).

Die Metakutis. Die von Herrn Prof. Meyer gegebene Definition der metakutisierten Zelle findet sich kurz zusammengefaßt in der Arbeit von Müller (1906). Auf Seite 13 heißt es dort: „Die metakutisierten Zellen sind dadurch von den übrigen Arten verkorkter Zellen unterschieden, daß sie aus verschiedenen vollkommen entwickelten oder noch embryonalen Zellarten (z. B. Parenchym-, Epidermis- oder Sklerenchymzellen) dadurch hervorgehen können, daß diese eine Korklamelle auf ihre Zellulosemembran auflagern. Sie bleiben zur Zeit ihrer Wirksamkeit meist leben und enthalten niemals Luft, wie die Korkzellen. Die Form der von ihnen gebildeten Scheiden ist meist, infolge ihrer Entstehung, eine ungleichmäßige." Der gesamte aus metakutisierten Zellen beste-

hende Gewebekomplex wird als Metakutis bezeichnet. Für die von mir untersuchten Metakutiszellen der Knospenschuppen ist nun durchweg ein frühzeitiges Absterben der Protoplasten bald nach Fertigstellung des metakutisierten Gewebes charakteristisch. Herr Prof. Meyer will infolgedessen dieses für die Knospenschuppen charakteristische Gewebe gegenüber der wesentlich aus lebenden Zellen gebildeten Metakutis (z. B. in den Scheiden der Monocotyledonenachsen) als tote Metakutis bezeichnen. Obige Definition stimmt nicht vollständig auch für die tote Metakutis, da deren Wirksamkeit eben nicht an das Vorhandensein eines Protoplasten gebunden ist. Die tote Metakutis bildet also ein physiologisches Zwischenglied zwischen Kork nnd Metakutis. Mit dem Kork gemein scheint der toten Metakutis die Widerstandsfähigkeit gegen Pilzinfektion zu sein; ich hatte Gelegenheit, dies an einem Beispiel besonders gut zu beobachten. Bei den Artikularschuppen von *Smilax* (s. u.) fand ich fast stets die durch keinerlei anatomische Veränderung ausgezeichnete Unterseite des Blattgrundes reichlich mit Pilzhyphen durchsetzt und zerstört, während die metakutisierte Oberseite vollkommen unversehrt und frei von Infektion war.

Häufig gelangen beide Gewebearten, Peridem und Metakutis, an derselben Schuppe neben einander zur Ausbildung; so tritt z. B. in vielen Fällen in der Nähe eines Periderms Metakutisierung einzelner Zellen *(Prunus)* oder größerer Zellkomplexe *(Liquidambar, Dictamnus)*, andererseits von der Metakutisierung von Zellen ein- bis mehrfache Teilung der Zellen durch parallele Scheidewände *(Viburnum)*, auf, so daß wir auch in dieser Beziehung Gewebeformen vorfinden, welche Mittelstufen zwischen Kork und Metakutis darstellen. Schließlich gehört auch noch die Erscheinung hierher, welche z. B. an den Schuppen von *Prunus padus* anzutreffen ist. Bei dieser Species (s. u.) bildet sich bei den äußeren Schuppen ein das Gewebe durchdringendes Querperiderm aus, während bei den mittleren Schuppen, deren Gewebedifferenzierung dem jungen Laubblatte näher steht, an gleicher Stelle eine Quermetakutis zur Ausbildung gelangt.

Das Metaderm. Unter Metadermisierung verstehen wir nach Herrn Prof. Meyer eine unter gleichzeitiger mehr oder weniger starker Infiltration von gelbem bis braunem Farbstoffe erfolgende Veränderung der Zellmembran, welche sie gegen konzentrierte Schwefelsäure widerstandsfähig macht. Das ganze, derartig veränderte Gewebe wird als Metaderm bezeichnet. Herr Prof. Meyer beschrieb selbst zuerst metadermisierte Zellen an den Wurzeln von *Aconitum Napellus* und am Rhizom von *Veratrum album*. Krömer (1903) fand Metadermbildung bei älteren Hypodermen von Helloborusarten und gibt an, daß die braune Färbung der Masse durch Chromsäure und Kali zerstört wird, Suberinreaktionen lassen sich nicht erhalten. Ähnlich verhält sich der von Rumpf (1904) angegebene, die Farnepiblemzellen imprägnierende braune Farbstoff und das von Bäsecke (1908) vorzüglich in den Scheiden bildenden Zellen der Farne angetroffene Vagin. Gemeinsam ist allen diesen meta-

dermisierten Membranen, daß selbst tagelange Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure nicht auf sie einwirkt; es handelt sich in keinem Falle um eine Verkorkung, denn Suberin läßt sich weder mit Eau de Javelle und Sudanfärbung nachweisen, noch Verseifung durch Kochen mit Kalilauge erzielen. Eau de Javelle bringt die braune Färbung der Membranen zum Schwinden und die Membranen geben dann die Reaktion von Kohlehydratlamellen. Kalilauge verändert die metadermisierten Membranen der Knospenschuppen meist nicht, oder hellt sie erst nach langer Einwirkung wenig auf *(Stuartia)*.

Metadermisierung der Membranen ist besonders häufig bei Knospenschuppen unterirdischer Knospen *(Rheum, Rumex, Polygonum, Erigeron, Euphorbia)*. Es handelt sich jedoch keineswegs bei der Metadermbildung um eine der Humifizierung toter Pflanzenteile ähnliche Erscheinung, sondern um eine an die Tätigkeit des lebenden Protoplasten gebundene Veränderung der Zellmembranen. Das geht schon daraus hervor, daß wir auch bei oberirdischen Knospen *(Prunus, Stuartia)* kräftige Metadermisierung antreffen, allerdings stirbt das metadermisierte Gewebe der Knospenschuppen i. a. sehr bald nach der Fertigstellung der Metadermisierung ab, eine Erscheinung wie wir sie auch schon bei der Metakutisierung zu verzeichnen hatten. Das vielfache Braunwerden der äußersten trockenhäutigen Zwiebelschuppen scheint auch auf einer Metadermisierung des Gewebes zu beruhen, für die äußersten Schuppen der Tulpenzwiebel fand ich diese Vermutung auch bestätigt; die stark gelb gefärbten Membranen verhalten sich gegen Schwefelsäure, Eau de Javelle, Sudan, Chlorzinkjod und Kalilauge genau wie die metadermisierten Membranen;[1]) über die chemische Natur des imprägnierenden braunen Farbstoffes läßt sich nichts Genaueres sagen, vorzüglich läßt sich noch nichts darüber sagen, ob dieser Stoff in allen Fällen derselbe ist; letzteres ist wohl unwahrscheinlich, wie aus dem verschiedenen Verhalten gegen Kali bei den von Krömer einerseits und den von Rumpf, Bäsecke und mir anderseits beobachteten Fällen hervorzugehen scheint.

Füllstoff. Ganz ähnlich wie diese die Zellmembranen imprägnierenden Stoffe verhalten sich auch gewisse braune, zuweilen das ganze Zellumen ausfüllende Stoffe, die im folgenden immer als Füllstoffe bezeichnet werden. Derartiger brauner Füllstoff findet sich z. B. in den Schuppen von *Prunus padus* und zwar im metadermisierten Gewebe und in den Korkzellen, ferner in den Schuppen von *Crataegus, Rhamnus, Liquidambar* und *Aesculus flava*. Charakteristisch ist auch hier wieder die Widerstandsfähigkeit gegen konzentrierte Schwefelsäure selbst beim Erhitzen; ebensowenig verschwindet der Füllstoff nach längerem Kochen mit Kalilauge, er ist unlöslich in Chloroform, Äther und Alkohol. Wenn der Füllstoff nicht zu dunkel gefärbt ist, wie z. B. bei *Aesculus flava*, wo er teilweise ganz hell erscheint, läßt er sich mit Methylenblau oder auch mit Anilinblau färben und hervorheben.

[1]) von Tavel hat in seiner Arbeit nur Wert gelegt auf den mechanischen und nicht auf den mikrochemischen Charakter der braunen Zwiebelschalen.

Während die hier charakterisierten Gewebe und der Füllstoff in mehr oder weniger reichem Maße an Schuppen oberirdischer Knospen zahlreicher Species anzutreffen sind, gilt dies nicht in gleicher Weise für die unterirdischen Knospen; bei diesen letzteren ist wohl, wie schon erwähnt, die Metadermisierung der Zellmembranen eine relativ häufige Erscheinung und der mehr oder weniger starke Grad der Metadermisierung ist durch die mehr oder weniger starke Widerstandsfähigkeit gegen konzentrierte Schwefelsäure bestimmt, indes zeichnen sich im übrigen die Niederblätter unterirdischer Knospen meist durch große Einfachheit des anatomischen Baues aus. Aus dem Grunde haben die unterirdischen Knospen in dem speziellen Teile dieser Arbeit eine weniger eingehende Behandlung erfahren.

Im Folgenden geben wir eine einerseits nach den morphologischen Gruppen, andererseits nach den anatomischen Merkmalen geordnete tabellarische Übersicht einiger Knospenschuppen.

Tabelle I.

	Periderm	Metakutis	Metaderm	Hypoderm u. Schleimzellen	Kollenchym u. Parenchym	Drüsenzotten	Sklerenchym
I. Gruppe	*Aesculus flava* *Aesculus Hippocast.* *Ailanthus glandulos.* *Rhodotyp. kerrioides* *Xanthoc. sorbifolia*	*Acer campestre* *Chenopod. bonus Henricus* *Viburn. dentatum*	*Acer macrophyll.* *Petasites*		*Adonis vernalis* *Cytisus biflorus* *Fraxinus excelsior* *Hierac. boreale* *Juglans regia* *Petasites alba* *Stachys alpina*	*Acer pseudoplatan.* *Aesculus Hippocast.* *Azalea pontica* *Juglans regia* *Sambucus Ebulus* *Sambucus racemosa* *Ribes sanguineum* *Rubus hirtus*	*Azalea pontica* *Berberis aristata* *Cytisus alpinus*
II. Gruppe	*Glycerrh. echinata* *Liquidambar styracifl.* *Pirus* *Rhamnus cathartica*	*Caragana arboresc.* *Glycerrh. echinata* *Kerria japonica* *Rhamnus cathartica* *Rhamnus saxatilis* *Rosa rugosa*	*Colletia* *Polygoneen* *Prunus padus*	*Crataegus Crus Galli* *Crataegus coccinea* *Crataegus nigra* *Crataegus oxyacantha*	*Indigofera* *Polygoneen*	*Polygoneen* *Pirus* *Rosa rugosa*	*Caragana arboresc.*
III. Gruppe	*Dictamn. albus*	*Daphne mezereum* *Diervilla florida* *Forsythia suspensa* *Ligustr.* *Lonicera alpigena* *Syringa Josikaea*	*Euphorbia Esule* *Hyperic. calycinum* *Scrophularia nodosa* *Stuartia pseudocamellia*		*Anaphalis margaritacea* *Euphorbia Esule* *Evonymus latifolius* *Veronica austriaca*	*Syringa vulgaris* *Viburn. Opulus*	*Camellia japonica* *Symphoricarpus*

V. Einzeluntersuchungen.

A. Die Knospenschuppen sind hervorgegangen aus der Anlage eines ganzen Blattes.

1. Typus. *Evonymus latifolius.*

Die Knospen wurden im Oktober gesammelt. Sie sind von 4 Paar kreuzgegenständigen Schuppen bedeckt. Die Schuppen des 1. Paares sind kurz, dick, ebenso hoch wie breit und gehen nach oben zu allmählich über in eine schwarze, trockene Spitze; der untere Teil der Schuppen ist auf der Unterseite braun, auf der Oberseite grün gefärbt. Die beiden innersten Schuppenpaare bestehen aus dünnen und langen, spitztütenförmig aufgerollten grünen Schuppen mit gebräunter Spitze und trockenem Saum. Das 2. Schuppenpaar nimmt eine Mittelform ein. Der Übergang zu den Laubblättern ist ein ziemlich plötzlicher, obgleich die Schuppen ganzen Laubblättern entsprechen. Nach Kochen mit Chloralhydrat sieht man, daß selbst das äußerste Schuppenpaar die für das Laubblatt typische Fiedernervatur besitzt. Der Übergang ist daran erkenntlich, daß die jungen Blätter etwa ein Drittel kleiner sind, als die innersten Schuppen; sie sind außerdem nicht von der den Schuppen eigentümlichen, derben Konsistenz und Farbe, sondern weich und milchweiß, ferner nicht aufgerollt und mit einer die Stielbildung andeutenden Verjüngung an der Basis versehen. Die Blattzähne des jungen Laubblattes sind als große, mehrzellige Sekretionsorgane ausgebildet, wie man besonders deutlich beim Aufbruch der Knospe erkennen kann. Gewöhnlich sind 4 Paar Laubblattanlagen vorhanden. Zuweilen ist die vertrocknete Spitze der äußersten Schuppen abgefallen, und nur ein sie von dem übrigen derben Gewebe der Schuppe trennender brauner Saum, dessen histologische Natur wir unten noch kennen lernen werden, übriggeblieben.

Anatomie der Schuppen. 1. Schuppenpaar. Die unterseitigen Epidermiszellen sind etwa ebenso breit wie hoch auf dem Querschnitte; sie besitzen starkverdickte (15 μ) Außenwände und keilförmige, nach der hinteren Tangentialwand zu spitz endigende Radialwände. Die äußere Verdickung der etwas breiteren als hohen Zellen der oberseitigen Epidermis beträgt nur etwa 5 μ. Die Verdickungen beider Epidermen wie auch die Radialwände der unterseitigen Epidermis sind stark kutisiert. Mit Chlorzinkjod färben sich zuerst die innersten Schichten der Verdickungen intensiv braun. Bei den unterseitigen Epidermiszellen greift die Kutisierung manchmal um die ganze Zelle herum (s. auch S. 78). Beide Epidermen sind von einer dünnen Kutikula bedeckt.

Die peripheren Mesophyllschichten, vorzüglich die 2—3 der unterseitigen Epidermis zunächst liegenden, sind kollenchymatisch (Bastkollenchym, de Bary). Außerdem besitzt die Schuppe im unteren Teil (in der Mitte des Querschnittes) ca. 15—17 parenchymatische Mesophyllreihen. Die Parenchymzellen haben ein weites, ziemlich gleichmäßiges rundes Lumen und rundliche bis

längliche Tüpfel; es sind nur kleine Interzellularen vorhanden. Im Parenchym finden sich zahlreiche Oxalatdrusen.

Ähnlich wie beim Laublatt, wo die Leitbündel bei ihrem Eintritt in den Blattgrund eine Rinne bilden, treten auch die Leitbündel in die Schuppe ein, spalten sich jedoch sehr bald auf, da ja keine dem Blattstiel entsprechende Zone ausgebildet ist. Die Leitbündel in den Schuppen sind, vor allem der Siebteil, nur schwach entwickelt.

Auf Längsschnitten erkennt man besonders deutlich die keilförmigen Verdickungen der Radialwände der unterseitigen Epidermis; die Epidermiszellen der Oberseite erscheinen jetzt etwas längsgestreckt. Die Zellen der Kollenchymschichten sind dickwandig, ohne Interzellularen miteinander verbunden und wenig längsgestreckt. Die Parenchymzellen sind ebenso breit wie hoch. Man sieht auf Längschnitten auch, daß zwischen dem unteren Gewebe der Schuppen und der trockenen braunen Spitze ein Periderm eingeschaltet ist, vorzüglich am oberen Rande der Schuppen. Die Korkzellen sind ganz flach, tafelförmig mit gewellten Radialwänden bis zu ca. 10 übereinander ausgebildet; darüber liegen einzelne zum Teil erst nach Einschaltung von Querwänden metakutisierte Zellen, die sich auch an den seitlichen Rändern der Schuppen, wo kein Periderm mehr entwickelt ist, als Grenze zwischen dem inneren Gewebe der Schuppen und dem äußeren trockenen Rand einschieben. Das übrige Gewebe des trockenhäutigen Saumes gibt keine Suberinreaktion; die Zellen sind vielfach zerstört, ihre Membranen stark gelb leuchtend; das Gewebe ist tot, größtenteils obliteriert und stark metadermisiert. Es gilt dies alles in geringerem Maßstab auch für den trockenen Saum der inneren Schuppen. Infolge der starken Krümmung der Schuppen liegt dieser Saum jeder Schuppe der nächst inneren fest an, dadurch schon, vorzüglich aber auch durch seine in der Anatomie begründeten physikalischen Eigenschaften einen außerordentlich guten Abschluß des Knospeninnern gegen die Außenwelt gewährleistend.

Die mittleren Schuppenpaare. Beim 2. Schuppenpaare sind die Verhältnisse noch im großen Ganzen dieselben. Im Maximum finden sich noch etwa 10 Mesophyllreihen. Das Kollenchym ist nicht mehr so stark entwickelt. Die Leitbündel sind sowohl in ihrem ganzen Verlauf stärker ausgebildet und verzweigt, als auch in ihrer anatomischen Struktur weiter differenziert als diejenigen der äußersten Schuppen. Die Tracheen sind in den Bündeln zu einem Strang vereint, im Mittelbündel finden sich etwa 30—35 Tracheen. Die Übergänge, die sich in anatomischer Hinsicht bei den folgenden beiden Schuppenpaaren finden, äußern sich in der Weise, daß die Differenzierung der Leitbündel weiter fortschreitet, daß das Mesophyll in seiner quantitativen Ausbildung zurückgeht; der kollenchymatische Charakter tritt ebenfalls weiter zurück, und schon beim dritten Schuppenpaare ist nur noch eine interzellularraumfreie, an die untere Epidermis anschließende Zellschicht vorhanden; ferner läßt bei den inneren Schuppen die epidermale Verdickung nach, und zwar in stärkerem Maße an den basalen, von

den äußeren Schuppen bedeckten Teilen, als an den unbedeckten Spitzenteilen; mit dem Nachlassen der Verdickungen geht eine Vorwölbung der tangentialen Außenwände der unterseitigen Epidermiszellen Hand in Hand. Spaltöffnungen finden sich auf keiner der Schuppen.

4. Schuppenpaar. Eine Schuppe des innersten Paares wollen wir in ihrem anatomischen Aufbau noch etwas genauer verfolgen und ihr dann die Anatomie des jungen Laubblattes gegenüberstellen. Wir betrachten einen Querschnitt aus der mittleren Zone der Schuppe und speziell die Mittelnervpartie. Die Zellen der unterseitigen Epidermis sind höher als breit und haben ein ovales Lumen; die äußere und die innere Tangentialwand ist stärker verdickt als die Radialwände. Die Zellen sind nach außen vorgewölbt und mit einer Kutikula bedeckt, die doppelt so dick ist, wie die Kutikula auf der Oberseite der Schuppe. Die Zellen der oberseitigen Epidermis besitzen gleichfalls verdickte Membranen, sind ebenso breit wie hoch und haben ein kreisförmiges Lumen.

Die Mesophyllzellen haben ein ebenso großes oder wenig größeres Lumen als die Epidermiszellen; das Gewebe besitzt den Charakter eines parenchymatischen Kollenchyms, es besteht aus rund herum gleichmäßig verdickten Zellen, die kleine, regelmäßige Interzellularen zwischen sich führen. Über und unter dem Mittelbündel sind die Mesophyllzellen kleinlumiger und vorzüglich peripher vollends kollenchymatisch.

Die außenseitige Verdickung der unterseitigen Epidermis beträgt über 6 μ, die der oberseitigen Epidermis bis zu 5 μ, und die gemeinsamen Membranen zweier Mesophyllzellen sind im Durchschnitt 5 μ dick.

Im Mittelbündel sind etwa 15 Tracheen vorhanden, die in Strängen von 1—2 Tracheen angeordnet sind; das dem Siebteil entsprechende Gewebe besteht aus kleinen, rundlumigen Zellen ohne Interzellularen. Diese Anordnung, vor allem der Tracheen im Leitbündel, entspricht durchaus, wie wir gleich sehen werden, dem Primärstadium des jungen Laubblattes, nur daß bei der Schuppe die Membranen des Leitbündelparenchyms und des Siebteilgewebes stärker verdickt sind.

Anatomie des Laubblattes. Wir betrachten analog, wie wir es bei den Schuppen getan, die anatomischen Verhältnisse aus der mittleren Höhe des Blattes in der Umgebung der Mittelnerven, und zwar zunächst des jungen Laubblattes aus der Knospe. Die unterseitigen Epidermiszellen sind höher als breit mit unverdickten Membranen und geraden Radialwänden. Die äußere Tangentialwand ist vorgewölbt und von einer dünnen Kutikula überzogen. Die oberseitigen Epidermiszellen sind so hoch wie breit, ebenfalls von einer feinen Kutikula bedeckt und an der hinteren Tangentialwand wenig verdickt. Die Zellen beider Epidermen schließen an die nächstgelegenen Mesophyllzellreihen ohne Interzellularen an.

Die Mesophyllzellen sind abgerundet und im ganzen Mesophyll finden sich nur kleine Interzellularen. Neben dem Mittelbündel ist das Mesophyll 5 Zellagen hoch; die der oberseitigen Epidermis

zunächst gelegene Zellreihe besteht aus geradwandigen, etwas höheren als breiten Zellen, den späteren Palisadenzellen. Wie bei der Schuppe, so liegen auch im Mesophyll des jungen Laubblattes vereinzelte große Kalkoxalatdrusen.

Im Leitbündel sind etwa 8—10 Tracheen vorhanden, die, wie auch der hier sehr zarte Siebteil, genau dieselbe Anordnung zeigen, wie bei der innersten Schuppe. Die Tracheen sind in Strängen von 1—2 Tracheen angeordnet und lassen sich in dem jungen Gewebe gut durch Methylenblau hervorheben.

Auch das Mesophyll der letzten Schuppe ist neben dem Mittelbündel 5 Zellen hoch, wie wir oben sahen, nur ist dort die Ausbildung damit fertig, während hier beim jungen Laubblatte das ganze Gewebe noch meristematisch und nicht endgültig entwickelt ist. In dem nach innen zu folgenden Laubblatte sind die anatomischen Verhältnisse quantitav durchaus dieselben, nur befindet sich das Gewebe im ganzen auf einem noch embryonalen Zustande.

Ein Querschnitt durch den Mittelnerven eines ausgewachsenen Laubblattes zeigt die endgültige Ausbildung des Leitbündels; hier sind die Tracheen in Platten angeordnet von je 5—8 Tracheen. Nach der Unterseite zu verläuft im ausgewachsenen Laubblatte ein kräftiger Sklerenchym-Halbring. Peripher findet sich über und unter dem Leitbündel stark entwickeltes Kollenchym. Die Kollenchymzellen sind rundherum verdickt und besitzen 5 μ dicke gemeinsame Membranen. Am Mittelnerven ist das Mesophyll im ganzen etwa 30 Zellreihen stark entwickelt. Das Mesophyll der übrigen Blattlamina ist nur in durchschnittlich 6 Zellreihen ausgebildet. Von diesen ist gewöhnlich eine Reihe als Palisadenparenchym entwickelt. Die Epidermiszellen der Oberseite sind weitlumig, breiter als hoch, wenig vorgewölbt und an der äußeren Tangentialwand 2,4 μ dick, diejenigen der Unterseite sind von gleicher Gestalt und weisen gleiche Verdickungen auf, sie sind nur im Ganzen kleiner. An der Mittelnervzone beträgt die Verdickung der Epidermiszellen das doppelte; die Verdickungen sind nicht kutisiert. Beide Epidermen sind von einer dünnen Kutikula bedeckt. Im Mesophyll finden sich große Kalkoxalatdrusen.

Vergleich zwischen Schuppen und Laubblatt. Wie die vorhergehende Gegenüberstellung zeigt, ist die Übereinstimmung der anatomischen Struktur einer inneren Knospenschuppe und eines jungen Laubblattes aus der Knospe eine äußerst weitgehende, so daß wir den morphologischen Charakter der Schuppe auch daran zu erkennen vermögen.

Die Übereinstimmung betrifft vorzüglich die Gestalt der Epidermiszellen, die Anzahl der Mesophyllzellreihen und die Größe und Anordnung der Tracheen. Während die innersten Schuppen auf dem Stadium der Entwicklung, welches die ersten jungen Laubblätter zu der Zeit (im Oktober) erreicht haben, stehengeblieben sind, haben die äußersten Schuppen eine quantitative Vermehrung des Mesophylls erfahren, welche auf eine Förderung hauptsächlich der Mittelnervregion hindeutet. Die Weiterentwicklung des Laubblattes äußert sich ebenfalls in einer Vermehrung

des Mesophylls vorzüglich an den Blattnerven, ferner in einer starken Weiterdifferenzierung der Leitbündel, sowie in einer verschiedenartigen Ausbildung des Mesophylls der Blattober- und -Unterseite. Die Art nnd Weise der qualitativen Weiterdifferenzierung der Schuppe ist relativ einfach; es handelt sich um eine allseitig durchgreifende Membranverdickung und um Kutisierung der epidermalen Verdickungen. Es wird so die den Schuppen und dadurch der ganzen Knospe eigentümliche mechanische Festigung erreicht. Sklerenchym gelangt in den Schuppen nicht zur Ausbildung, wohl, wie wir oben gesehen haben, bei der Fertigstellung der Laubblattlamina.

Evonymus verrucosus und *E. europaeus* verhalten sich bezüglich der morphologischen und anatomischen Eigenschaften ihrer Knospenschuppen ganz ähnlich wie *E. latifolius*. Von den übrigen untersuchten Knospen reihen sich diesem Typus noch an: die unterirdischen Knospen von *Euphorbia Esule*, wenigstens deren mittlere Schuppen, ferner *Anaphalis margaritacea* und *Veronica austriaca*.

2. Typus. *Dictamnus albus*.

Wir haben es bei *Dictamnus* mit unterirdischen Knospen zu tun. Die Knospen sind im Winter in allen möglichen Entwicklungsstufen vorhanden, von ganz jungen, völlig geschlossenen, kugeligen bis zu großen elliptischen, schon austreibenden und teilweise über den Erdboden ragenden Knospen. An den Knospen sind zahlreiche Schuppen (20—25) vorhanden. Die einzelnen Schuppen sind dünnhäutig und werden nach innen zu zunächst immer größer; die äußeren sind mehr oder weniger zugespitzt, die mittleren und inneren von eiförmiger, ganzrandiger Gestalt; die inneren Schuppen werden wieder kleiner und gehen allmählich in die einfache Blattform über. Es sind in den Knospen ca. 15 junge Laubblätter angelegt. Die ersten Laubblätter sind einfach und ganzrandig. Die später erscheinenden sind gefiedert, dazwischen finden sich alle Übergänge. Den zuerst erscheinenden einfachen Laubblättern entsprechen die Schuppen in morphologischer Beziehung. Der Leitbündelverlauf ist in den Schuppen relativ kompliziert; schon in den äußersten Schuppen bilden die 3 Hauptbündel Verzweigungen in Nerven erster Ordnung (s. Figur), und schon bei den mittleren Schuppen finden wir eine gut ausgebildete Netznervatur. Die 3 Hauptbündel verlaufen dabei in den Schuppen getrennt voneinander und parallel. Ebenso treten in das Laubblatt 3 Leitbündel ein und bilden durch weitgehende Verzweigung eine netzadrige Nervatur. Hauptsächlich an den Spindeln und am Blattgrunde der jüngeren Fiederblätter stehen mehrzellige Trichome, die indessen bei den jungen Laubblättern innerhalb der Knospen noch nicht fertig ausgebildet sind.

Anatomie der Schuppen. Wir wollen zunächst die anatomischen Verhältnisse der äußersten Schuppen untersuchen. Die unterseitigen Epidermiszellen sind an der äußeren Tangentialwand 2,8 – 3 μ dick, die Verdickungen sind nicht kutisiert, dagegen, wie

die Untersuchung mit Phloroglucin-Salzsäure zeigt, verholzt; ebenfalls sind die Radialwände der Epidermiszellen, sowie die mit den benachbarten Korkzellen gemeinsamen Primärmembranen verholzt. Die Epidermis ist von einer dünnen Kutikula bedeckt. Die Radialwände der Epidermiszellen sind sehr dünn und gewellt. Die ganze Epidermis ist metakutisiert, ihre einzelnen Zellen haben ein weites Lumen. Unter der unterseitigen Epidermis liegt ein 5—7 Zellschichten hohes Periderm. Die Korkzellen besitzen äußerst zarte Membranen und sind meist infolge starker Faltung der Tangential- und Radialwände, sowie durch mehr oder weniger ungleichmäßig erfolgende Bildungsweise nicht sehr deutlich als in Radialreihen angeordnet erkenntlich; zuweilen gelangt auch durch die Tätigkeit des Phellogens nach innen, vorzüglich bei den äußeren Schuppen, ein 2—3schichtiges, schön regelmäßiges Phelloderm zur Ausbildung (vergl. Fig.). Die Suberinreaktion wurde überall mit Eau de Javelle und Sudan ausgeführt, sowie mit Chromsäure nachgeprüft. Die Schnitte wurden etwa durch die Mitte der Schuppen geführt, darauf beziehen sich also die quantitativen Angaben. Außer den durch die Phellogentätigkeit entstandenen Produkten sind in der Mitte des Querschnittes durchschnittlich 9 Mesophyllzellreihen zur Ausbildung gelangt. Das Mesophyll besteht aus rund- und weitlumigem Parenchym, das nur kleine Interzellularen führt. Die Membranen sind verdickt, und die Dicke der gemeinsamen Membranen beträgt etwa 5 μ, jedoch wird häufig in den Zellen noch je eine, die Mitte des Lumens durchziehende, wenig verdickte Querwand eingeschaltet. Das Mesophyll färbt sich gut und gleichmäßig mit Chlorzinkjod und ist keineswegs metadermisiert. Öldrüsen sind in allen Schuppen in gleichmäßiger Verteilung ziemlich reichlich vorhanden und veranlassen analog wie im Laubblatte durchsichtige Punkte. Die Tüpfel im Mesophyll sind groß und rundlich.

Die Leitbündel sind, vor allem im Siebteil, sehr reduziert; jedes Leitbündel besteht aus einem Tracheenstrang von durchschnittlich 8—10 Tracheen. Die oberseitigen Epidermiszellen besitzen ein langgestrecktes, elliptisches Lumen und sind etwa dreimal so breit wie hoch; die äußeren Tangentialwände sind 2 μ dick und nach außen vorgewölbt. Über die Epidermis verläuft eine dünne Kutikula. Im Mesophyll finden sich zahlreiche Kalkoxalatdrusen. Auf Längsschnitten zeigen die Mesophyllzellen keine Streckung, nur in den der oberseitigen Epidermis benachbarten Zellschichten. Auf Längsschnitten sieht man ferner, daß das Periderm etwas unterhalb der Schuppenspitze das Mesophyll quer durchdringt und auf der Oberseite ein wenig umbiegt. Der oberhalb des Querperiderms noch vorhandene, stehenbleibende Spitzenteil dieser äußeren Schuppe ist durchweg metakutisiert.

Die nächsten Schuppen, also etwa die 4. bis 6. Schuppe, sind noch im oberen mit der Luft direkt in Berührung stehenden Teile an der Unterseite von einem Periderm bedeckt, welches im Maximum in 5 Zellreihen entwickelt wird, während das Phelloderm kaum noch oder höchstens eine Reihe stark zur Entwicklung gelangt. Das Periderm verjüngt sich nach dem basalen Teil der

Schuppe zu allmählich, ebenso wie dies auch bei den äußersten Schuppen der Fall ist. Der Bau des Mesophylls, das auf mittlerer Höhe der Schuppen etwa 10 Zellreihen stark ist, und die anatomische Ausbildung seiner Zellmembranen entspricht den oben beschriebenen Verhältnissen bei den äußersten Schuppen.

Da bei den jungen Knospen durch die ersten 4—6 Schuppen die nach innen zu folgenden Blätter vollständig von der äußeren Luft abgeschlossen sind, so wird durch die Verteilung des Periderms auf den äußeren Schuppen eine allseitig geschlossene Korkhülle um das Knospeninnere gebildet. Bei den mittleren und inneren Schuppen werden keine Korkzellen mehr ausgebildet.

Die innersten Schuppen sind aus einem, im ganzen recht zarten Gewebe aufgebaut. Die Epidermiszellen sind an der Oberseite weitlumiger, als an der Unterseite; die oberseitigen Epidermiszellen sind nach außen vorgewölbt. Das Mesophyll ist in 10—11 Zellreihen ausgebildet. Im Leitbündel sind 7—9 Tracheen vorhanden. Alle Schuppen führen Stärke.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen. Der Struktur der innersten Schuppen analog ist die Struktur der ersten Laubblätter aus der Knospe, nur daß das Gewebe der letzteren noch embryonalen Charakter trägt. Das zartparenchymatische Mesophyll ist ebenfalls in 10—11 Reihen ausgebildet. Das Hauptbündel führt 5—7 Tracheen. Auf diesem Stadium der Entwicklung sind also die innersten Schuppen stehengeblieben. Die äußersten Schuppen sind auf einem wenig früheren Entwicklungszustande gehemmt worden, haben aber dann eine für ihre physiologische Aufgabe bemerkenswerte qualitative und quantitative Veränderung erfahren in der Ausbildung eines Periderms. Die quantitative Entwicklung des Laubblattes ist auf dem oben beschriebenen Jugendstadium schon beendet, denn auch das ausgewachsene bifaciale Laubblatt besitzt ein durchschnittlich 10—11 Zellreihen starkes Mesophyll, unter diesen ist gewöhnlich eine als Palisadenzellreihe ausgebildet. Die Zellen beider Epidermen des ausgewachsenen Laubblattes sind breiter als hoch, die tangentiale Außenwand der oberen Epidermis ist 4 μ, die der unteren Epidermis 2,4 μ dick. Während die Leitbündel des jungen Laubbündels aus der Knospe im Primärzustande der Zahl und Anordnung der Tracheen nach weitgehend übereinstimmen mit denen der inneren Schuppen, zeigen die Leitbündel des fertigen Laubblattes eine davon abweichende starke Weiterentwicklung. Im Hauptnerven des ausgewachsenen Laubblattes stehen die Tracheen des Leitbündels in zahlreichen Platten angeordnet, mit 6—7 Tracheen in einer Platte. Das Leitbündel ist beiderseits von einer 3 Zellen hohen Zone weitlumiger, unverholzter, sklerenchymatischer Parenchymzellen bedeckt. In den Nebenbündeln ist meist nur ein größerer Tracheenstrang vorhanden. Wie in den Schuppen, so finden sich auch im Mesophyll des Laubblattes vereinzelte große Kalkoxalatdrusen verstreut.

Ich möchte hieran anschließend noch eine Erscheinung erwähnen, die mir beim Konservieren der Knospen auffiel. Die

Knospen wurden in 80prozentigem Alkohol konserviert, und es zeigte sich später, besonders deutlich bei etwas größeren Knospen, daß die Schuppen sich stramm aufgespannt hatten. Die anatomische Untersuchung zeigt, daß an der Grenze des Phelloderms und des Mesophylls eine Gewebszerreißung stattfindet. Wie der Vorgang des Aufblähens der Schuppen zu erklären ist, bedarf noch einer näheren Untersuchung; vielleicht beruht er auf einer Semipermeabilität der Kutikula, und es ließen sich hieran physiologische Untersuchungen betreffs der Kutikula-Eigenschaften anstellen. Zu bedenken ist allerdings dabei, daß auf der Unterseite der Schuppen zahlreiche Spaltöffnungen sitzen, die mit dem Interzellularensystem des Gewebes in Verbindung stehen; jedoch schienen die Spaltöffnungen alle geschlossen zu sein. Die Erscheinung steht übrigens nicht vereinzelt da. Ich fand sie, wenn auch nicht so deutlich, unter anderem bei *Chenopodium bonus Henricus* und *Syringa persica*.

3. Typus. *Syringa Josikaea.*

Die Knospen wurden im November gesammelt; es wurden hauptsächlich die Endknospen ausführlicher untersucht. An der Knospe finden sich meist vier — zuweilen auch fünf — Paar kreuzgegenständige Schuppen und etwa ebenso viel junge Laubblattanlagen. Durch längeres Kochen mit Chloralhydrat und Abzupfen der unterseitigen Epidermis (bezw. der sich an sie anschließenden weiter unten beschriebenen metakutisierten Mesophyllschichten) läßt sich die Nervatur deutlich sichtbar machen; sie entspricht der Fiedernervatur des Laubblattes; in den mittleren Schuppen erstreckt sich die Verzweigung der Leitbündel schon auf relativ hohe Ordnung. Die Schuppen lassen sich indes durch ihre derbere Konsistenz, die stärkere Aufrollung und die braune Färbung des Randes bezw. bei den inneren, nur noch der Spitze, leicht von den jungen Laubblättern unterscheiden, die sich durch größere Zartheit des Gewebes, durch die kleinere Form und eine basale Verjüngung auszeichnen. Im Durchschnitt ist etwa eine Schuppe des innersten Paares 4 mm und eins der äußersten Laubblätter $3^1/_2$ mm lang. Der Übergang von den Schuppen zu den Laubblättern ist jedoch bezüglich der äußeren Formen ein allmählicher, da die Laubblätter noch keinen Blattstiel ausgebildet haben.

Anatomie der Schuppen. Schuppe des 1. Paares. Zuweilen sind diese ersten Schuppen besonders dick und dann weniger breit, so daß der Querschnitt halbkreisförmig, statt wie bei den inneren Schuppen sichelförmig, wird; es handelt sich dann um eine besonders starke Ausbildung der Mittelnervregion, während die Randzone dünn und trockenhäutig bleibt. Der trockene Saum liegt den nach innen zu folgenden Schuppen dicht an. Auf der Unterseite der Schuppen stehen vereinzelte, einzellige, dickwandige Haare.

Die unterseitigen Epidermiszellen sind von unregelmäßiger Gestalt, mit zarten, oft stark gewellten Radialwänden, so daß das

Lumen oft sehr klein ist. Die äußere Tangentialwand erreicht eine Dicke von 8—8,5 μ und ist stark kutisiert. Die kutisierten Lamellen färben sich kräftig gleichmäßig rot mit Sudan. Die oberseitigen Epidermiszellen besitzen 3,6 μ Dicke, ebenfalls kutisierte Außenwände, und sind, wie auch die unterseitigen Epidermiszellen, von einer dünnen Kutikula überzogen. Die oberseitigen Epidermiszellen sind breiter als hoch und haben ein unregelmäßiges Lumen.

In diesen äußersten Schuppen werden bis zu 30 Mesophyllschichten ausgebildet; die der unterseitigen Epidermis benachbarten Mesophyllschichten schließen sich an sie und untereinander ohne Interzellularen an, ihre Membranen sind 4—5 μ dick. Die Mesophyllzellen besitzen spaltenförmige Tüpfel. Bis zu 8 Reihen des peripheren unterseitigen Mesophylls sind metakutisiert, jede dieser Zellen besitzt eine mit Eau de Javelle und Sudan deutlich sichtbar zu machende Suberinlamelle. Es handelt sich hier gewissermaßen um eine Mittelstufe von Metakutis und Periderm, welche aber durchaus, wie sich namentlich aus der Untersuchung der späteren Winterzustände ergibt, mehr von dem Charakter einer Metakutis besitzt. Jedenfalls bekommen die Zellen der der unterseitigen Epidermis zunächst gelegenen Reihe, die alle ein relativ weites Lumen besitzen, ohne weiteres eine Suberinlamelle eingelagert; die Zellen der darunter liegenden Reihen gehen jedoch häufig, ehe sie eine Suberinlamelle bekommen, mehrere tangentiale und radiale Teilungen ein. Im ganzen wird hier (vergl. auch *Viburnum)* niemals eine phellogene Schicht ausgebildet; die gegenseitige Abgrenzung der Zellen erfolgt ferner recht unregelmäßig, so daß die Zellen ein polygonales Lumen bekommen und das ganze Gewebe durchaus den für ein echtes Periderm typischen Charakter der regelmäßigen radialen Anordnungen entbehrt. An der Oberseite der Schuppen ist unter der Epidermis im allgemeinen nur eine Reihe metakutisierter, weitlumiger Zellen vorhanden, seltener tritt auch hier in vereinzelten Zellen vor der Einlagerung der Suberinlamelle eine ein- bis zweimalige Teilung auf. Zuweilen metakutisieren auch noch die Zellen der oberen Epidermis selbst. Auf die Suberinlamelle wird noch eine zarte Kohlehydratlamelle aufgelagert.

Der oberseitigen Epidermis naheliegend finden sich im ganzen Querschnitt der Schuppe einzelne Gruppen von großen Sklerenchymzellen. Die Sklerenchymzellen färben sich ziemlich intensiv rot mit Phloroglucin-Salzsäure, sind deutlich lamelliert und besitzen stark verdickte Wände mit zahlreichen, teils verzweigten Tüpfelkanälen. Auf Längsschnitten erkennt man, daß die Sklerenchymzellen von annähernd isodiametrischer Gestalt sind.

Die Leitbündel sind bei diesen Schuppen außerordentlich reduziert, in dem größten Bündel finden sich 10—15 Tracheen zu einem Strang vereint.

Schuppe des 2. Paares. Die anatomischen Verhältnisse einer Schuppe des 2. Paares entsprechen qualitativ durchaus denjenigen der äußersten Schuppen. In der Mitte des Querschnittes sind noch etwa 20 Mesophyllzellreihen vorhanden. Die metakutisierten Zellen

sind teilweise in den gemeinsamen Primärmembranen, vorzüglich in den Zwickeln kutisiert. Die Metakutisierung hat aber nachgelassen, an der Unterseite der Schuppe sind noch 5 Zellreihen, an der Oberseite zuweilen noch eine Reihe des Mesophylls, oft aber auch nur die Epidermis allein, metakutisiert. Die Verdickung der Epidermen ist noch gerade so stark, wie bei den Schuppen des 1. Paares. Längsschnitte zeigen, daß sämtliche Zellen fast ungestreckt, also von isodiametrischer Gestalt sind. In allen Zellen des Parenchyms — das gilt auch für alle anderen Schuppen — finden sich außerordentlich reichlich die für die Oleaceen charakteristischen Kalkoxalatkristallnadeln. Die Sklerenchymzellen sind in reichlicher Anzahl ausgebildet und jetzt nicht nur unterhalb der Leitbündel, sondern auch zwischen ihnen und teilweise sogar über sie hinübergreifend vorhanden.

Schuppe des 3. Paares. Bei einer Schuppe des 3. Paares sind noch 16—20 Mesophyllzellreihen vorhanden. Die Membranen der Parenchymzellen färben sich, wie auch schon bei den Schuppen der äußeren Paare, mit Chlorzinkjod blau, ohne vorherige Behandlung mit Eau de Javelle. Die Leitbündel sind gegenüber denen der Schuppen des 2. Paares bedeutend besser entwickelt, im ganzen aber immer noch sehr reduziert, vorzüglich im Siebteil. Die Tracheen stehen in ein- oder mehrreihigen Platten, bis zu 7 Tracheen in einer Platte; es sind 6 oder mehr Platten vorhanden. Die Verdickung der Mesophyllzellen ist hier gerade halb so stark wie bei den äußersten Schuppen, ihre gemeinsamen Wände sind 2,4 μ dick. Die Sklerenchymzellen sind in fast ununterbrochener Reihe zur Ausbildung gelangt und der oberseitigen Epidermis genähert; so aber, daß sich zwischen ihnen und der Epidermis noch eine Reihe parenchymatischer Zellen befindet. Die Zellen der oberseitigen Epidermis sind breiter als hoch, an der äußeren Tangentialwand kaum noch verdickt und nicht kutisiert. Die unterseitigen Epidermiszellen sind außen noch stark verdickt und kutisiert. Beide Epidermen sind von einer dünnen, gewellten Kutikula bedeckt. Die Metakutisierung ist fast ganz verschwunden. Auf der Oberseite wie auf der Unterseite der Schuppen finden sich vereinzelte Haare.

Schuppe des 4. Paares. Die unterseitigen Epidermiszellen sind etwa ebenso hoch wie breit, mit geraden Radialwänden an der tangentialen Außenwand unverdickt und von einer zarten Kutikula bedeckt. Die oberseitigen Epidermiszellen sind von derselben Struktur, nur etwas weitlumiger und unterhalb der Mittelnerven breiter als hoch. Das Mesophyll ist neben dem Mittelnerven noch etwa 14 Zellreihen, mehr nach dem Rande der Schuppe zu noch 9 Zellreihen stark. Das Mesophyll besteht aus runden, relativ weitlumigen Parenchymzellen mit reicher Netzspalten-Tüpfelung und kleinen Interzellularen. Die gemeinsamen Membranen der Mesophyllzellen sind 1 bis 1,2 μ dick. Die beiden peripheren Mesophyllagen schließen ohne Interzellularen an die Epidermen an und sind mehr oder weniger deutlich in der Richtung senkrecht zu den Epidermen gestreckt. Die Sklerenchymzellen sind stark entwickelt, vorzüglich unter den Mittelnerven, und von derselben

Größe und Form wie bei den äußeren Schuppen. Auf der Unterseite der Schuppe stehen ziemlich reichlich kurze, einzellige Haare. In den Nerven höherer Ordnung sind die Tracheen, 6—10 an der Zahl, zu einem Strang vereint, im Mittelbündel finden sich bis 50 Tracheen, die in mehreren Strängen bezw. Platten angeordnet sind. Der Siebteil ist den anderen Schuppen gegenüber bedeutend besser differenziert. Diese Schuppen, wie auch schon die äußeren, führen im Parenchym ziemlich reichlich Stärke. Spaltöffnungen sind auf den Schuppen nicht vorhanden.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen.

Zunächst wollen wir ein junges Laubblatt des ersten Wirtels aus der Knospe untersuchen. Die Epidermiszellen sind von derselben Form wie bei der eben beschriebenen innersten Schuppe, nur diejenigen der Oberseite um 2 μ in jeder Ausdehnung kleiner; beide Epidermen sind ferner von einer zarten Kutikula überzogen. Das Mesophyll ist neben dem Mittelnerven 14, weiter seitlich 9 Zellreihen stark. Die Interzellularen im Mesophyll sind sehr klein, da die Abrundung der Zellen gegeneinander erst im Beginn ist. Die beiden peripheren Lagen schließen ohne Interzellularen an die Epidermis an, wie wir das auch bei allen Schuppen fanden, und sind ebenfalls gestreckt, vorzüglich diejenigen der Oberseite — die späteren Palisaden —, welche etwa dreimal so hoch als breit sind. Auch das für die Leitbündel bei der letzten Schuppe Gesagte paßt wörtlich fast für die Verhältnisse beim jungen Laubblatte. Im Mittelnerven finden sich ca. 40 Tracheen in kurzen Platten oder Strängen angeordnet. Die Siebteilanlage ist noch embryonal. Die Nerven höherer Ordnung besitzen nur je einen kleinen Tracheenstrang. Auf der Unterseite des Blattes stehen ganz vereinzelte Haare. Kristallnadeln finden sich ebenfalls hier wie bei allen Schuppen. Den Schuppen gegenüber ist das junge Laubblatt besonders dadurch charakterisiert, daß noch keinerlei Sklerenchym zur Ausbildung gelangt ist. Die Ausbildung von sklerenchymatischen Elementen erfolgt auch beim Heranwachsen des Laubblattes in ganz anderer Weise als bei den Schuppen, und zwar werden keine Sklerenchymzellen ausgebildet, sondern nur lange, beiderseits spitze Sklerenchymfasern, die einzeln oder in kleinen Strängen angeordnet und im ganzen nur in geringer Anzahl über dem Mittelnerven des Laubblattes liegen. Die Sklerenchymfasern färben sich meist nicht nachweislich mit Phloroglucin-Salzsäure, sind also im allgemeinen unverholzt. Im Mittelbündel des ausgewachsenen Laubblattes stehen die Tracheen in zahlreichen, gutentwickelten Platten angeordnet, mit bis zu 10 Tracheen in einer Platte.

Das über und unter dem rinnenförmigen Leitbündel ausgebildete Mesophyll des Blattmittelnerven erreicht insgesamt eine Stärke von 30—35 Zellagen. Dieses Mesophyll besteht größtenteils aus weit- und rundlumigem Parenchym mit unverdickten Membranen und kleinen dreieckigen Interzellularen. Nur die 3 peripheren Lagen zeichnen sich durch kollenchymatische Verdickungen aus. Die Verdickung der äußeren Tangentialwand beider

Epidermen beträgt 3,5 μ. Nahe dem Mittelnerven ist das Mesophyll der Blattlamina 9—10 Zellreihen stark, von diesen sind in der Regel die 1—2 an die obere Epidermis anstoßenden Reihen als Palisaden ausgebildet. Die Epidermiszellen sind breiter als hoch und außen nur wenig verdickt. Das Mesophyll der übrigen Lamina ist teilweise noch dünner als 9 Zellreihen.

Wir sehen also deutlich, daß die innersten Schuppen mit dem ersten jungen Laubblatte in anatomischer Beziehung denkbar genau übereinstimmen. Die äußeren Schuppen haben, abgesehen von der geschilderten qualitativen Veränderung, der Metakutisierung und Membranverstärkung, eine ziemlich starke quantitative Veränderung durch Vermehrung der Mesophyllzellreihen erfahren, welche der Zahl nach bei den äußersten Schuppen den Verhältnissen des Mittelnervmesophylls des ausgewachsenen Laubblattes nahe kommen können. Die Verstärkungen der Zellmembranen, vorzüglich der Epidermen, bleiben hinter denjenigen der äußeren Schuppen zurück. Das Leitbündelgewebe erreicht, im Unterschiede zu den Schuppen, bei der Ausbildung des Laubblattes eine bemerkenswerte Weiterentwicklung. Bei allen Schuppen, auch noch bei den innersten, finden wir eine ziemlich gleichmäßige Ausbildung des ganzen Mesophylls, während beim Laubblatte eine den bifacialen Charakter bedingende Differenzierung des Mesophylls in Palisaden und Schwammparenchym stattfindet.

Die Knospenschuppen dieser in Ungarn heimischen Species sind also in physiologischer Beziehung durch die Metakutisierung und in rein mechanischer Beziehung durch die Ausbildung von Sklerenchymzellen in ausgezeichneter Weise ausgestattet. Die Metakutisierung der Knospenschuppen nimmt während des Winters von der Ober- und Unterseise nach innen zu fortschreitend immer weiter zu, so daß wir z. B. im Februar bei einer Schuppe des 2. Paares, wenigstens im oberen Teile, das ganze parenchymatische Gewebe metakutisiert finden. Die Schuppenhülle bildet, als Ganzes genommen, einen vorzüglichen Abschluß der jungen Laubblätter gegen die Außenwelt, dadurch, daß sich bei den inneren Schuppen die Metakutisierung wenigstens noch auf den Rand und die Spitze erstreckt, und dadurch, daß sich, wie schon erwähnt, die Ränder der äußeren und mittleren Schuppen dicht den nach innen zu folgenden Schuppen anlegen (vergl. *Evonymus*).

Untersucht man Knospen im Sommer (Juni), so kann man die Bildung der Metakutis und die dabei erfolgenden Teilungsvorgänge der Zellen verfolgen. Zu dieser Zeit sind die Schuppen des ersten Paares an der Unterseite erst mit 1—2 fertig ausgebildeten metakutisierten Zellreihen versehen; an der Oberseite beginnt gerade die Metakutisierung.

Was den Abfall der Knospenschuppen betrifft, so sei erwähnt, daß sich eine quer die Basis der Schuppen durchsetzende 5—6 Zellen hohe metakutisierte Zone ausbildet, deren Zellen entweder ohne weiteres oder erst nach einer einmaligen Teilung metakutisieren. Diese Zone schließt sich beiderseits an das Periderm der Achse an. Die Abtrennung erfolgt beim Aufspringen der Knospen dicht ober-

halb der Quermetakutis. Ein besonderes Trennungsgewebe fand ich nicht ausgebildet. Auch der Abschluß der Laubblattnarbe erfolgt nicht durch Ausbildung eines Periderms, sondern ganz analog wie bei den Schuppen durch Metakutisierung des basalen Blattgrundparenchyms. Die Metakutisierung beginnt von der Außenseite her und ist bereits im Juni zu ein Drittel vorgedrungen. *Syringa Josikaea* scheint sich also anders zu verhalten wie *S. vulgaris* und *S. persica*, deren Blattnarben, nach Staby, erst im 2. Jahre nach dem Blattfall durch ein Periderm verschlossen werden. Die Erscheinung der Vernarbung durch Metakutisierung dürfte wohl häufiger vorkommen. Ob bei *S. Josikaea* analog wie bei *Stuartia* (s. u.) später der Narbenschutz noch durch ein Periderm verstärkt wird, habe ich nicht untersucht.

Syringa persica stimmt darin mit *S. Josikaea* überein, daß das Mesophyll der äußeren Schuppen teilweise oder ganz metakutisiert. Die unterseitigen Epidermiszellen sind stark verdickt und die Verdickungen kutisiert. Sklerenchymzellen sind nicht vorhanden. Letztere finden sich dagegen wohl im Mesophyll der Schuppen von *Syringa vulgaris*, aber bei dieser Species unterbleibt die Metakutisierung. Auch hier ist die unterseitige Epidermis außen stark verdickt. Spaltöffnungen finden sich nach Goebel (1880) und Schumann (1889) auf den Schuppen, allerdings in meist unfertigem Zustande. Die inneren Schuppen, sowie die jungen Laubblätter sind ferner durch den Besitz von zahlreichen kleinen Drüsenzotten ausgezeichnet (s. S. 23). Ebenfalls durch den Besitz von Drüsenzotten, wenigstens am unteren Rande, ist *Ligustrum vulgare* ausgezeichnet. Hier metakutisieren die 1—2 an die untere Epidermis anschließenden Mesophyllzellreihen der äußeren Schuppen. Die äußeren Schuppen von *Forsythia suspensa* und *Diervilla florida* sind, wie man besonders deutlich auf Längsschnitten erkennt, ganz oder teilweise metakutisiert, ebenso der größte, äußerlich an der braunen Farbe erkenntliche Teil der Knospenschuppen von *Daphne Mezereum*. In den Schuppen von *Diervilla* finden sich auch in den peripheren Mesophyllschichten Sklerenchymzellen.

Lonicera alpigena reiht sich in vielen Stücken dem hier beschriebenen Typus an, diese Species wurde indes noch einer eingehenderen Untersuchung unterzogen, die im folgenden Abschnitt dargestellt ist.

4. Typus. *Lonicera alpigena.*

Die Knospen wurden im November gesammelt. Es finden sich — bei Endknospen mehr als bei Seitenknospen — 13—15 Blattpaare, wobei aber nur die innersten 3—5 Paare junge Laubblattanlagen darstellen, welche von 9—11 Paar Knospenschuppen umhüllt werden. Die Schuppen stehen kreuzgegenständig und decken sich dachziegelartig; bis zum 5. Paare nehmen sie an Größe zu (bis zu 10 mm) und werden dann wieder kleiner. Die Knospenschuppen entsprechen dem ganzen Blatte, wobei allerdings ein gewisser Übergang zu erkennen ist, in sofern als die äußersten

Schuppen hauptsächlich dem Blattgrunde entsprechen, und erst bei den inneren dann mehr die Spreite in Erscheinung tritt. Die äußersten Schuppen besitzen am Grunde eine höckerartige Anschwellung und laufen in eine lange, dünne Spitze aus, die sich als die verkümmerte Lamina erweist und auch manchmal abgestoßen ist. Durch den Grund ziehen 3 Leitbündel, die sich nicht verzweigen und nach oben zu konvergieren. In der Regel ist nur ein Schuppenpaar dieser Art ausgebildet, das außerdem durch seine Kleinheit nicht wesentlich ist für den Schutz der ausgewachsenen Knospe, so daß wir hier ruhig von Laminarschuppen sprechen können. Schon die Schuppen des 2. und 3. Paares zeigen eine regelmäßige, breitdreieckige Form mit einer nur noch sehr kleinen verkümmerten Spitze; sie sind sehr dünnhäutig und etwas querrunzelig auf der Unterseite. Auch die nächsten Schuppen sind noch in allen Teilen sehr dünn (4 Zellagen) und zeigen in einer reichen Folge von Übergängen einen mit der Nervatur des Laubblattes immer mehr übereinstimmenden Leitbündelverlauf. Bei einem jungen, in Chloralhydrat aufgehellten Laubblatte sieht man 3 Hauptnerven, von denen der mittlere sich im oberen Teile der Lamina fiederig aufspaltet, während die beiden seitlichen, dicht neben ihm verlaufend, nur nach der einen, ihm abgewandten Richtung ihre Zweige höherer Ordnung entsenden. Genau so verhält es sich bei den Schuppen, nur daß bei der relativ breiten Gestalt der Schuppen die 3 Hauptnerven weiter voneinander getrennt verlaufen und um so weniger Nebennerven höherer Ordnung bilden, als die Schuppen weiter nach außen an der Knospe stehen.

Erst die inneren Schuppen werden etwas derber, und zwar zunächst im unteren Teile, während der obere Teil noch häutig bleibt, und zwar in so geringerer Ausdehnung, je weiter die Schuppe im Inneren der Knospe steht.

An sämtlichen Blättern sind weder Haarbildungen, noch Drüsenzotten vorhanden. Alle Schuppen sind auf der Unterseite mit Spaltöffnungen versehen.

Anatomie der Schuppen. Wir beginnen mit einer Schuppe des 3. Paares, da diese in ihrer ganzen Ausdehnung gleichartig aufgebaut ist und sich bei ihr die anatomischen Verhältnisse des auch allen anderen äußeren Schuppen in mehr oder weniger großem Maße zukommenden schon erwähnten, äußerlich braunen und häutigen Gewebes studieren lassen. Die ganze Schuppe ist im Mittel nur 80 μ dick.

Die unterseitigen Epidermiszellen sind ebenso hoch wie breit, die Außenwände verdickt (4—5 μ) und nach außen vorgewölbt; die äußersten Lamellen wie die darüber ziehende Kutikula sind ziemlich stark gewellt. Die verdickte Außenwand ist sehr stark kutisiert, so daß ein vollständiges Verseifen erst nach längerem Kochen mit Kalilauge erreicht wird. Die dünne Kutikula hebt sich daher in mit Sudan gefärbten Präparaten nicht ab, sie läßt sich indes sichtbar machen durch Behandeln mit konzentrierter Schwefelsäure. Die Radialwände der Epidermiszellen sind nicht kutisiert. Die oberseitigen Epidermiszellen sind mehr weitlumig,

breiter als hoch und besitzen allseitig gleichmäßige, verhältnismäßig dünne Membranen; über die oberseitige Epidermis verläuft ebenfalls eine sehr dünne Kutikula.

Beide Epidermen sind metakutisiert, jeder Zelle ohne Unterbrechung ist eine ringsherum laufende dünne Suberinlamelle eingelagert (s. Fig. 4). Das ganze Gewebe ist tot. Untersucht man Knospen im Sommer, so findet man schon im Juli die äußersten Schuppen abgestorben.

Das Mesophyll, in der Mitte der Schuppe etwa 4 Zellreihen umfassend, besteht größtenteils aus obliteriertem Gewebe; die Membranen sind teilweise stark verquollen. In der Regel bleibt nur die der unterseitigen Epidermis zunächstliegende Zellreihe in ihrer ursprünglichen Form erhalten und schließt mit nur kleinen Interzellularen an die Epidermiszellen an. Die Membranen dieser Zellen sind etwa 2 μ dick. An diese Zellreihe einerseits und an die oberseitige Epidermis andererseits schließt sich nun eine 4—5 μ dicke Leiste verquollener Membranen der übrigen Mesophyllzellen an. Die Lumina dieser Zellen sind fast ganz verschwunden. Unter den mittelsten Mesophyllzellreihen sind nur noch einzelne, weniger verquollene Zellwandreste vorhanden; das Innere der Schuppe ist erfüllt mit zahlreichen größeren und kleineren Kalkoxalatdrusen (s. Fig. 4).

Die Leitbündel sind sehr stark reduziert, das Leitbündelgewebe leuchtet gelb, und die mikrochemische Untersuchung zeigt, daß diese Membranen kutisiert sind. Die Membranen der übrigen Mesophyllzellen sind nicht durch Infiltration verändert und färben sich mit Chlorzinkjod blau.

Wir wollen jetzt kurz die anatomischen Merkmale der äußersten, an der Basis dick angeschwollenen Schuppen beschreiben und zwar der besseren Orientierung halber nach Längsschnittpräparaten.

Im untersten Teil der Schuppe ist das Gewebe 10 und mehr Zellagen dick und besteht dort, wo es in das Achsengewebe übergeht, aus ziemlich weitlumigen, parenchymatischen Zellen. Diese sind in ihren gemeinsamen Membranen verholzt und außerdem sämtlich metakutisiert. Es läßt sich eine Doppelfärbung dieser Membranen erzielen, wenn man zunächst die Suberinlamellen mit Sudan färbt und dann die Schnitte mit Phloroglucin-Salzsäure behandelt. Das Leitbündelgewebe liegt nahe der oberen Epidermis und ist wie auch bei den oben beschriebenen Schuppen kutisiert. Nach der Unterseite zu liegt über dem Leitbündel und oberhalb des eben beschriebenen basalen metakutisierten Gewebes eine 5—6 Reihen hohe Zone von Sklerenchymzellen. Die an das Leitbündel anschließenden Sklerenchymzellen sind langgestreckt, die übrigen doppelt so lang wie breit, weitlumig und reichlich mit runden Tüpfeln versehen. Unter der unterseitigen Epidermis liegen dann 1—2 Reihen von Parenchymzellen. Über der sklerenchymatischen Zone, dort, wo die basale Verdickung der Schuppe nachläßt, folgt wieder eine Zone metakutisierten Gewebes, welche das ganze Mesophyll und die Epidermen umfaßt; darüber endlich schließt sich

der dünnhäutige Spitzenteil der Schuppen an, dessen Anatomie der bei der Schuppe des 3. Paares beschriebenen analog ist und der sich vor allem auch durch die Metakutisierung beider Epidermen auszeichnet.

Bei einer Schuppe des 5. Paares sind die anatomischen Verhältnisse des oberen abgestorbenen Teiles den oben beschriebenen analog, nur erstreckt sich die abgestorbene Zone nicht mehr über die ganze Schuppe, sondern wir finden bei den inneren Schuppen einen lebenden basalen Teil. Deutlich übersieht man diese Verhältnisse z. B. auf einem Längsschnitt durch eine Schuppe des 6. Paares. Es zeigt sich am Grunde ein 8 Zellagen dickes, parenchymatisches, lebendes Gewebe mit wenig verdickten Wänden (2—2,5 μ); sämtliche Zellen, auch die der Epidermen, sind 2—3 mal so lang wie breit und mit spaltenförmigen Tüpfeln versehen. In den Zellen der mittleren Mesophyllzellagen finden sich reichlich Oxalatdrusen. Auf Querschnitten durch diesen Teil der Schuppe sieht man, daß die Epidermiszellen ebenso breit wie hoch sind; die Außenwand der unterseitigen Epidermiszellen besitzt stark kutisierte Verdickungen und ist außen gewellt, während die oberseitigen Epidermiszellen wenig verdickt und außen glatt sind. Die Mesophyllzellen besitzen ein rundliches Lumen und kleine Interzellularen; die beiden peripheren Schichten schließen sich ohne Interzellularen an die Epidermen an.

Im Längsschnitt folgt oberhalb des basalen Parenchyms eine, das ganze Gewebe umfassende und 6—7 Zellen hohe metakutisierte Zone, oberhalb welcher weiter, wie bei den äußersten Schuppen, die tote Spitzenzone liegt. In dieser ist jetzt auch die an obere Epidermis angrenzende Mesophyllzellschicht der Form nach erhalten und ist wie auch die an die untere Epidermis angrenzende Zellreihe metakutisiert, vorzüglich im unteren, an die Quermetakutis angrenzenden Teile, so daß teilweise eine auf beiden Flächen der Schuppe zweischichtige Metakutis vorhanden ist.

Die Schuppen des 8. Paares bestehen schon ganz aus lebendem, parenchymatischem Gewebe. Die Epidermiszellen sind so hoch wie breit, dabei schwach vorgewölbt; die Außenwand der unterseitigen Epidermis ist 3,5 μ dick und nicht mehr kutisiert. Die gemeinsamen Membranen der Mesophyllzellen sind 2—2,5 μ dick. Die Leitbündel sind immer noch stark reduziert und führen 4—7 Tracheen.

Beim 9. Schuppenpaare wird das Gewebe noch zarter. Das Mesophyll umfaßt in der Mitte ca. 11 parenchymatische Lamellen rundlumiger, ziemlich gleichmäßiger Zellen, nur die beiden peripheren Schichten sind über und unter den Leitbündeln rund herum etwas stärker verdickt. Die Außenwand der unterseitigen Epidermis ist 2 μ dick, die Zellen beider Epidermen sind höher als breit und ihre Radialwände gerade und zart. Die Leitbündel befinden sich auf einem etwas weiter entwickeltem Stadium; im mittleren Bündel sind 9—10 Tracheen, in Strängen von 3—6 vereint oder auch einzeln vorhanden.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen.

Im ersten jungen Laubblattpaare aus der Knospe stehen die Mittelbündel auf derselben Stufe wie die des letzten, oben beschriebenen Schuppenpaares; es sind 9—12 Tracheen in genau entsprechenden Strängen angeordnet ausgebildet. Das Mesophyll ist noch relativ meristematisch und umfaßt im unteren Teile 11—12 Reihen abgerundeter Zellen mit kleinen Interzellularen und führt reichlich Kalkoxalatdrusen. Die Epidermiszellen sind höher als breit und mit geraden Radialwänden versehen.

Die anatomisch-quantitative Übereinstimmung mit dem innersten Schuppenpaare ist denkbar genau, letzteres ist also gerade auf dem Stadium, auf dem sich das 1. Laubblattpaar befindet, stehen geblieben; die äußeren Schuppen haben ihre Hemmung auf einem noch früheren Stadium ihrer Entwicklung erfahren und sich dann nach anderer Richtung hin weiter entwickelt. Während aber diese Weiterdifferenzierung bei den meisten der Schuppen gering ist — handelt es sich doch nur um teilweise Metakutisierung des Gewebes —, so ist doch die Art der Umgestaltung jedenfalls von größter physiologischer Wirksamkeit. Nur bei den alleräußersten Schuppen haben wir es infolge ihrer reichlich frühen Hemmung mit einer weitergehenderen Umwandlung zu tun, indem sich hier ein typisches Sklerenchym ausgebildet hat, welches für die mechanische Festigung der Knospe von Bedeutung ist.

Im ausgewachsenen Laubblatte ist weder in der Spreite noch im Blattgrunde Sklerenchym vorhanden. Die 3 Leitbündel sind kräftig entwickelt und bestehen im Tracheenteile aus zahlreichen ein- und mehrreihigen Tracheenplatten bis zu 10 Tracheen in einer Platte. Die Epidermiszellen sind ebenso hoch wie breit und rundherum verdickt. Die Außenwand mißt beim Blattgrunde 7—7,5 μ und ist nur teilweise kutisiert. Im Blattgrunde liegen ferner unter der Epidermis mehrere Lagen von Kollenchymzellen; das übrige Mesophyll besteht aus ziemlich dickwandigem Parenchym mit kleinen Interzellularen, das aber weder Holz- noch Suberinreaktion gibt. In der ausgewachsenen Blattspreite ist das Parenchym ebenfalls verdickt und rundlumig, mit kleinen Interzellularen peripher über und unter den Leitbündeln kollenchymatisch entwickelt. Neben dem Mittelbündel sind im ausgewachsenen Blattgrunde 32—35 Mesophyllzellreihen vorhanden; im Mesophyll finden sich vorzüglich in der Nähe der Leitbündel zahlreiche Oxalatdrusen. In der Spreite des ausgewachsenen Laubblattes sind dagegen nur durchschnittlich 6 Mesophyllzellreihen, darunter eine Palisadenreihe, vorhanden; das Mesophyll führt nur vereinzelte Oxalatkristalle. Aus dem Vergleich folgt, daß die Schuppen dem ganzen Blatte entsprechen, mit überwiegender Anteilnahme des Blattgrundes (das gilt für die äußersten Schuppen) und der Blattnervenzonen (das gilt auch noch für die innersten Schuppen).

Wichtig ist für die mechanische Festigung der Knospen und für die Schutzwirkung der Schuppen die Verholzung des Schuppengrundes bei den äußersten Schuppen und die Metakutisierung der

Epidermen und des anschließenden Mesophylls. Für die Weiterentwicklung des Laubblattes ist wieder charakteristisch die quantitative Vermehrung des Blattgrundmesophylls, ferner die starke Förderung des Leitbündelsystems und die Ausbildung eines nur wenig Zellreihen hohen, bifazial differenzierten Mesophylls.

Ähnlich wie die hier beschriebenen Spezies verhält sich *Lonicera ciliata*. Die äußeren Schuppen dieser Spezies sind ganz braun, die inneren nur an der Spitze. Alle Schuppen, vorzüglich die derberen, sind außen spärlich, innen dicht mit langen, dünnen, spitzen, nach oben gerichteten Haaren besetzt. Die jungen Laubblätter sind nur an der Spitze mit einem schwachen Haarfilz versehen.

Die untere Epidermis der Schuppen besteht aus kleinen, gleichmäßigen Zellen, welche kutisierte starke Verdickungen besitzen; die obere Epidermis ist nicht verdickt. Die äußersten Schuppen sind im Mesophyll und den Epidermen fast ganz (im oberen Teile ganz) metakutisiert; in der Mitte sind sie etwa 12—15 Zellen dick; nach innen zu werden die Schuppen dünner. Die inneren Schuppen sind besonders in den peripheren Schichten metakutisiert. Die Leitbündel sind schwach entwickelt.

Lonicera caerulea. Die Endknospen dieser Spezies sind relativ groß und mit mehreren Schuppenpaaren versehen; die Schuppen entsprechen dem ganzen Blatte; die innersten von ihnen, wie die jungen Laubblätter, sind mit kopfförmigen, gestielten Drüsenzotten versehen. (Die Drüsenzotten stehen nicht, wie Hanstein angibt, auf den Nebenblättern.)

In den Blattwinkeln stehen mehrere, gewöhnlich drei verschieden große Knospen; die innerste (größte) von ihnen wurde untersucht. Sie besitzt nur zwei große braune Schuppen. Das Mesophyll besteht aus verdicktem Parenchym. Beim Kochen in Schwefelsäure sowie in kalter Kalilauge verquellen die Folgelamellen dieser Parenchymzellen, während die gemeinsame Primärmembran sich ziemlich widerstandsfähig zeigt; man erreicht mit Chlorzinkjod Blaufärbung nach kurzer Behandlung mit Kalilauge; die Zellen geben keine Suberinreaktion; die Membranen sind schwach metadermisiert, besonders die Primärmembranen. In den Zellen der unterseitigen Epidermis und auch in den angrenzenden Mesophyllzellen findet sich brauner Füllstoff. Nur in der Umgebung der reduzierten Leitbündel finden sich zerstreut einige metakutisierte Zellen, ferner auch Zellen, die in der gemeinsamen Membran verholzt sind.

Lonicera periclymenum. An der Knospe stehen 8 Paar kreuzgegenständige Blätter; der Übergang ist ein allmählicher, wie sich an der Nervatur erkennnen läßt. Die beiden äußersten kleinen Blattpaare sind Knospenschuppen; sie besitzen stark verdickte unterseitige Epidermen und sind großenteils metakutisiert.

5. Typus. *Stuartia pseudocamellia*.

Die Knospen wurden Ende Dezember gesammelt. Ungefähr 7—8 Blätter setzen die ganze Knospe zusammen. Die Knospen

sind von länglich zugespitzter Gestalt und rotbraun gefärbt. Die einzelnen Blätter stehen gegenständig und sind um die Mittelrippe zusammengefaltet, derart, daß jedes Blatt die nächst inneren einschließt. Der dadurch erreichte Verschluß wird noch verstärkt durch die am Rande der Blätter, besonders auch an der Spitze, und an der Unterseite der Mittelrippe zur Ausbildung gelangenden nicht sehr dickwandigen, seidigen Haare. Wir haben es hier im ganzen mit einem relativ einfachen Typus in Bezug auf die Komplikation der Schutzeinrichtungen zu tun, und doch ist der Knospenabschluß derart, daß die in Japan heimische Pflanze gut unseren Winter übersteht. Nur das äußerste Blatt an der Knospe ist braun und fungiert als Knospenschuppe; es entspricht morphologisch dem ganzen Laubblatte und stimmt in Form und Leitbündelverlauf völlig mit dem jungen Laubblatte überein.

Anatomie der Schuppe. Die anatomischen Verhältnisse dieses äußersten Blattes sind leicht charakterisiert. Das ganze Gewebe ist abgestorben und erscheint fast ganz metadermisiert; die Zellwände leuchten auf Querschnitten gelblich-braun. Das Gewebe ist teilweise obliteriert. Bezüglich der mikrochemischen Struktur der gelben Membranen sei erwähnt, daß sie in Schwefelsäure nicht zerstört werden. Eau de Javelle und Chromsäure bringt die gelbe Farbe zum Schwinden. Wenn die Schnitte längere Zeit in einem Uhrschälchen mit Alkohol gestanden haben, so erscheinen die anfangs hellgelb-braunen Membranen dunkler bis olivengrün (dasselbe gilt auch für die metadermisierten Zellen der Schuppen von *Prunus padus*, s. S. 82 ff.). In Chloralhydrat quellen die Membranen nur gering. Eisenvitriol färbt sie dunkel-olivengrün. Kalilauge verändert nach 24stündigem Einwirken kaum, die gelbe Färbung wird nur wenig heller.

Die Verdickung der oberseitigen Epidermis beträgt an der tangentialen Außenwand 2,5 μ. Der oberseitigen Epidermis der Schuppen anliegend befindet sich eine fast ununterbrochene Reihe von dickwandigen Sklerenchymzellen, die mit zahlreichen Tüpfelkanälen versehen sind; die Sklerenchymzellen sind nicht sehr stark verholzt; außerdem kommen im Mesophyll, vorzüglich über den Leitbündeln, vereinzelte, weniger stark verdickte Sklerenchymzellen mit weitem, rundem Lumen vor. Die unterseitigen Epidermiszellen der Schuppe sind doppelt so hoch wie breit, die Radialwände zart und wellig; die äußere Tangentialwand der unterseitigen Epidermiszellen ist durchschnittlich 4,5 μ dick. Die Schuppe hat im Durchschnitt ein 5—6 Zellen hohes, wenig verdicktes Mesophyll; das Mittelbündel führt etwa 15 Tracheen, die in Strängen von durchschnittlich 3 Tracheen angeordnet sind.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit der Schuppe. Im 2. Blatte, also im ersten eigentlichen Laubblatte der Knospe, findet sich, der oberseitigen Epidermis benachbart, nur noch sehr wenig Sklerenchym. Das Mesophyll der jungen Laubblätter in der Knospe ist noch nicht in Schwamm- und Palisadengewebe geschieden, dagegen ist die Differenzierung der Leitbündel der Schuppe gegenüber weiter fortgeschritten, wobei jedoch An-

ordnung und Größe der Tracheen dieselben geblieben sind. In den einzelnen Strängen stehen 6—7 Tracheen. Die epidermalen Verdickungen sind beim ersten jungen Laubblatte geringer als bei der Schuppe.

Das ausgewachsene Laubblatt ist bifacial gebaut. Die Zellen beider Epidermen sind gleichartig gestaltet, erscheinen im Querschnitte breiter als hoch und besitzen ein elliptisches Lumen. Die außenseitige Verdickung beträgt bei der oberseitigen Epidermis 2,4 μ, bei der unterseitigen 1,5 μ. In der Regel folgt unter der oberseitigen Epidermis eine Reihe langgestreckter Palisadenzellen. Im ganzen sind in der Blattlamina 10 Mesophyllzellreihen ausgebildet. Über und unter dem Mittelbündel ist peripher kollenchymatisch-verdicktes, rundlumiges Parenchym enwickelt. Im Mesophyll der Laubblätter finden sich, wie auch bei der Schuppe, vereinzelte große Kalkoxalatdrusen. Während in den jungen Laubblättern, wie in der Schuppe, zwischen den kleinen Tracheensträngen breite Parenchymzonen verlaufen, sind die Tracheen im Mittelbündel des ausgewachsenen Laubblattes in großen, kaum von Parenchym unterbrochenen Platten mit bis zu 10 Tracheen in einer Platte entwickelt. Im Mesophyll des ausgewachsenen Blattes, welches aus dem Inneren der Knospe stammt, finden sich Holzelemente nur noch in Form von mehreren Zellen hohen Zonen aus Sklerenchymfasern, bezw. verholzten Parenchymzellen über und unter den Leitbündeln.

Nur die erste Blattanlage des jungen Sprosses ist in der Regel zu einer Knospenschuppe geworden, und diese stimmt in quantitativer Beziehung überein mit dem ersten jungen Laubblatte zu Beginn des Winters. In qualitativer Beziehung erfährt die Schuppe charakteristische Umgestaltungen, welche in der Ausbildung einer mechanischen Versteifung und in einer weitgehenden Metadermisierung des Schuppenparenchyms bestehen.

Die Knospenschuppe fällt frühzeitig ab und ist im Januar an den Knospen häufig schon nicht mehr vorhanden. Die Abtrennung erfolgt bei den Schuppen (wie auch bei den inneren Blättern) in einer bestimmten, basalen, 1—2 Zellen hohen, parenchymatischen Gewebezone, welche die meist vollständig sklerenchymatische Basis der Schuppe von dem Sklerenchym und dem weitlumigen Parenchym der Achse trennt. Unterhalb des Trennungsgewebes beginnt das Parenchym in einer 5—7 Zellen hohen Schicht von den Seiten her zu metakutisieren. Beim 2. und 3. Blatt der Knospe ist die Metakutis schon im Januar fertig. Diese Metakutis bildet nach dem Blattfall lange den einzigsten Narbenschutz; bei den 2jährigen Blattnarben beginnt unterhalb der Metakutis noch eine Peridermbildung.

Stuartia pentagyna besitzt ebenfalls nur eine, dem ganzen Blatte entsprechende Knospenschuppe, welche aber nicht metadermisiert und nicht so reichlich wie diejenige obiger Species mit Sklerenchymzellen ausgestattet ist; dagegen sind alle Blätter der Knospe von *St. pentagyna* durch dichte Bekleidung mit langen, spitzen, dickwandigen Haaren ausgezeichnet.

Dem Typus *St. pseudocamellia* schließen sich noch an: die unterirdischen Knospen von *Hypericum calycinum*, *Euphorbia Esule* (wenigstens deren äußere Schuppen) und *Scrophularia nodosa*. Bei letzterer Species sind es vorzüglich die peripheren, ohne Interzellularen aneinander grenzenden Mesophyllzellen der Unterseite, welche häufig mehrfache Teilungen eingehen und metadermisieren.

B. Die Knospenschuppen sind entstanden aus der Anlage eines Blattgrundes.

6. Typus. *Fraxinus excelsior.*

Es wurden Endknospen genauer untersucht; die Schuppen der Seitenknospen sind ganz analog gebaut. Die Knospenschuppen, die an der Spitze mehr oder weniger deutlich die verkümmerte Blattlamina erkennen lassen, sind echte Blattgrundschuppen. Nur in seltenen Fällen wird die Lamina bei den äußeren Schuppen abgestoßen. Für die äußersten Schuppen — aber auch nur für diese — gilt im allgemeinen das, was Goebel (1880) p. 772 sagt, daß sie dem Blattgrunde des Laubblattes gegenüber in Form, Größe etc. fast garnicht verändert sind und sich von ihm nur durch schwächere Ausbildung der Leitbündel unterscheiden. Für die inneren, scheidenartig ausgebildeten Schuppen gilt dies letztere aber nicht mehr, denn der Leitbündelverlauf ist bei ihnen relativ komplizierter. Zum Sichtbarmachen des Bündelverlaufes ist Alkoholmaterial nicht zu empfehlen, da infolge der Dicke der Schuppen das Aufhellen mit Eau de Javelle und Kochen mit Chloralhydrat zu lange dauert; vielmehr kann man den Bündelverlauf gut an lebenden Schuppen am besten nach Abzupfen der oberseitigen Epidermis und der anschließenden Mesophyllzellschichten erkennen. Bei den scheidig ausgebildeten Schuppen zieht, wie auch im Blattgrunde des Laubblattes, eine große Bündelrinne gerade durch die Mitte der Schuppe; aber gleich beim Eintritte in die Schuppenbasis geht von diesen Hauptnerven nach jeder Seite eine horizontale Verzweigung ab, die sich ihrerseits wieder in zahlreiche untereinander und zu den Mittelnerven parallele Bündel aufspaltet. Der Bündelverlauf bekommt dadurch eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Bündelverlauf von Schuppen der Gruppe Blattgrund-Nebenblatt; interessant ist jedenfalls, daß hier bei gleichen Ansprüchen, wie sie durch das Flächenhaftwerden des Blattgrundes gestellt sind, durch Ausbilden eines entsprechenden Bündelnetzes, der gleiche Erfolg wie dort, nur mit etwas anderen Mitteln erreicht wird; diese Ausbildung wird hier ziemlich leicht ermöglicht durch den in den Schuppen sehr lockeren Zusammenhalt der Einzelbündel in der mittleren Bündelrinne. Durch den Blattgrund des Laubblattes zieht nur eine große, im Querschnitte C-förmige Bündelrinne, die keine Verzweigungen bildet.

In der Regel sind 4—5 Paar kreuzgegenständige Knospenschuppen ausgebildet; die äußersten sind 6—7 mm lang und 5—6 mm breit, nach innen zu werden die Schuppen kleiner; die direkt mit der Atmosphäre in Berührung stehenden Teile sind schwarz-

braun gefärbt, die Färbung rührt her von dicht gedrängt stehenden, lufterfüllten Schildhaaren; wir kommen auf diese Haare unten noch einmal zurück. Schon die äußersten Schuppen zeigen außerdem zahlreiche lange, vielzellige Haare und zwar auf der Oberseite, vorzüglich an der Spitze und am Rande; in großer Menge treten diese Haare auf bei den inneren Schuppen, sowie auch bei den jungen Laubblättern — und zwar fast ausschließlich auf der Unterseite und an der Spitze — und bilden dort dichte, wollige Polster, welche das ganze Innere der Knospe ausfüllen. In der Knospe finden sich durchschnittlich 4 Paar junge Laubblätter; der Übergang von den Schuppen zu den Laubblättern ist ein ziemlich allmählicher, da die jungen Laubblätter einen stark entwickelten Blattgrund besitzen.

Anatomie der Schuppen. Eine Schuppe des 2. Paares wird im Maximum 20 und mehr Mesophyllzellreihen stark. Das Mesophyll ist kollenchymatisch verdicktes Parenchym mit kleinen Interzellularen. Die gemeinsamen Membranen sind 4—5 μ dick, die Lumina gleichmäßig; das unterhalb der Bündelrinne gelegene Parenchym ist besonders weitlumig; die den Epidermen benachbarten Mesophyllschichten sind stärker bastkollenchymatisch verdickt und ohne Interzellularen.[1]) Genau dieselben Verhältnisse finden sich bei den äußersten Schuppen, nur sind diese oft noch beträchtlich dicker. Das ganze Grundgewebe färbt sich mit Chlorzinkjod grau-blau, nur die Mittellamellen bleiben hell. Die oberseitigen Epidermiszellen sind so hoch wie breit und in ihren Membranen unverdickt; die hintere Tangentialwand schließt sich ohne Interzellularen an das Mesophyll an; die Zellen sind nach außen ein wenig vorgewölbt. Die unterseitigen Epidermiszellen sind den oberseitigen analog gebaut und wie diese nur von einer dünnen Kutikula bedeckt. Die auf der unteren Epidermis stehenden Schildhaare sind meist ganz in allen Membranen kutisiert und färben sich nach Behandlung mit Eau de Javelle deutlich mit Sudan. Nach Kochen mit Kalilauge färbt sich der Rückstand mit Chlorzinkjod blau. Durch die dichte Stellung und das teilweise Übereinandergreifen der Schildhaare wird hier durch Infiltration mit kutisierenden Substanzen gleichsam ein, durch die in der physiologischen Leistung ähnlich wirkende Haardecke, Ersatz eines Periderms geschaffen.

Die Bündelrinne ist in den Schuppen schon im mittleren Teile ziemlich stark geschlossen, in ähnlicher Weise wie dies im Blattstiel des Laubblattes stattfindet. Die einzelnen Bündel sind durch starke Parenchymplatten getrennt und stehen daher in der Rinne recht locker. Die Tracheen stehen in mehr oder weniger unregelmäßigen Platten, die im allgemeinen weniger als je 6 Tracheen führen; die Bündel höherer Ordnung enthalten einen einzigen

[1]) Schaar (1890) vergleicht die Membranverdickungen mit der Auflagerung von Reservestofflamellen im Endosperm mancher Samen und spricht den Knospenschuppen von *Fraxinus* eine Rolle als Reservestoffbehälter zu.

größeren Tracheenstrang. Es findet sich außer bei den Tracheen keinerlei Verholzung im Schuppengewebe.

Auf Längsschnitten erscheinen die Lumina der Mesophyllzellen, vorzüglich der mittleren Schichten, mehr oder weniger quadratisch und sind nicht gestreckt. Die Zellen der verkümmerten Lamina sind fast durchweg metakutisert, wie die Sudanfärbung und die Chromsäure-Reaktion zeigen.

Vergleich zwischen Schuppen und Laubblatt. Eine Schuppe des innersten Paares stimmt durchaus mit dem Blattgrunde des ersten jungen Laubblattes überein. In beiden Fällen sind neben der Bündelrinne zirka 16 Mesophyllzellreihen ausgebildet; die Mesophyllzellen sind auch beim jungen Blatte schon kollenchymatisch verdickt, wenn auch in weniger starkem Maße wie bei der Schuppe. Während die Lumenweite der Mesophyllzellen bei der Schuppe 20 μ beträgt, beträgt sie beim jungen Blattgrunde, dessen Zellen noch im ganzen kleiner sind, nur durchschnittlich 12 μ. In den Zellen der Schuppe wie des Laubblattes findet sich außer den zahlreichen Kristallkörnchen je ein prismatischer Oxalat-Einzelkristall. Bei den innersten Schuppen stehen die Tracheen der Bündelrinne in den einzelnen Bündeln zu Platten angeordnet, die durch breite Parenchymzonen getrennt sind, und zwar finden sich auf einem Querschnitte durch die Mitte der Schuppe durchschnittlich 20 Tracheenplatten; genau dasselbe gilt für den Blattgrund eines jungen äußeren Laubblattes zu der Zeit, es stimmen sogar die Zahl der die einzelnen Platten bildenden Tracheen, die in der Regel 6 nicht überschreitet, ferner die Größe der Tracheen auf dem Querschnitte überein. Alles dies zeigt uns deutlich, daß die Schuppen auf dem für die Entwicklung der Laubblätter charakteristischen Primärstadium stehen geblieben sind. Unterschiedlich in Bezug auf die Leitbündel ist nur die beim Laubblatte umfangreicher angelegte Siebteilzone. Bei der innersten Schuppe, sowie bei dem äußersten Blatte sind ferner die Epidermen übereinstimmend gebaut; die Zellen der unterseitigen Epidermis sind höher als breit, die der oberseitigen Epidermis ebenso hoch wie breit.

Auch bei dem nächsten, nach innen zu folgenden jungen Laubblatte steht die Differenzierung des Blattgrundgewebes bereits auf derselben quantitativen Stufe wie bei dem äußersten Laubblatte, nur ist das Parenchym hier noch fast ganz unverdickt und noch kleinlumiger.

Die für die Schuppen charakteristischen Abweichungen von der Laubblattanlage sind also hauptsächlich quantitativer Art und bestehen, abgesehen von dem unterschiedlichen Leitbündelverlauf in einer reicheren Ausbildung der Behaarung und in einer durchweg stärkeren Verdickung der Mesophyllzellmembranen. Alle Schuppen enthalten reichliche Mengen von Stärke.

Bei dem ausgewachsenen Blattgrunde sind die Epidermiszellen vor allem die der Unterseite stark an der äußeren Tangentialwand verdickt und die Verdickungen kutisiert. In der Bündelrinne sind die Tracheenplatten in ihrer Zahl stark vermehrt — es

sind etwa 35 Platten zur Ausbildung gelangt — und die einzelnen Platten besitzen bis zu 10 Tracheen. Die Parenchymplatten dazwischen sind nur schmal und werden nach der Blattstielzone zu immer schmaler. Im Blattstiele schließen sich die Leitbündel zu einem Bündelrohr zusammen, das von starkem Sklerenchym umschlossen wird. Im ausgewachsenen Blattgrunde ist das Mesophyll in 55—60 Zellagen ausgebildet; dieses Mesophyll besteht großenteils aus weitlumigem, wenig verdicktem Parenchym mit kleinen dreieckigen Interzellularen.

Die innerste Schuppe stimmt, wie wir oben sahen, mit dem ersten Laubblatte im Dezember überein in der Ausbildung eines 16 Reihen starken Parenchyms; bei den äußeren Schuppen ist eine Vermehrung des Mesophylls bis zu 20 und 25 Reihen erfolgt, vereint mit starker Membranverdickung. Der Entwicklungsgang von der entsprechenden Blattanlage zum fertigen Laubblatte ist bezüglich des Blattgrundes im Vergleich zu dem Entwicklungsgange der Schuppe insofern ein anderer, als das Gewebe eine bedeutend stärkere quantitative Vermehrung erfährt und andererseits die mechanische Membranverstärkung weniger umfangreich ist als bei der Schuppe.

Von den untersuchten Pflanzen reihen sich dem Typus *Fraxinus* an: die Knospen von *Cytisus biflorus,* ferner die unterirdischen Knospen von: *Adonis vernalis, Petasites alba, Hieracium boreale* und *Stachys alpina.* Ähnlich verhalten sich außerdem noch eine Anzahl von Knospen, deren Schuppen noch durch den Besitz von Drüsenzotten ausgezeichnet sind, und zwar sind dies die Knospen von *Acer pseudoplatanus, Sambucus racemosa, Juglans regia, Rubus hirtus, Ribes sanguineum.* Bei letzterer Species stehen die Drüsenzotten vorzüglich am Rande der Schuppen und Laubblätter, sind groß und zuweilen verzweigt. In den äußeren Schuppen von *Juglans* kommt brauner Füllstoff vor. Bei *Juglans* wurde noch der Abfall der Knospenschuppen etwas näher untersucht. Es zeigte sich, daß die Abtrennung in einer ungleichmäßigen Linie der Basis durch Einreißen des Gewebes erfolgt. Der kurze, noch stehen bleibende Saum der Schuppe metakutisiert größtenteils und ist gegen das Achsengewebe noch durch eine 4—5 Reihen hohe Zone in den ganzen Membranen stark kutisierter Zellen abgegrenzt. Auf allen Schuppen der Knospen von *Ribes* und *Sambucus* stehen Spaltöffnungen. In den Schuppen von *Sambucus* fand ich keine Gerbstoffschläuche, dagegen sind sie wohl im Blattgrunde und Blattstiele des Laubblattes anzutreffen. *Acer pseudoplatanus* ist noch etwas ausführlicher im folgenden behandelt.

Acer pseudoplatanus. Die Axillarknospen stehen gegenständig. Bei kräftiger entwickelten Endknospen läßt sich im Sommer besonders bei den äußeren Schuppen die verkümmerte Lamina gut als grau-schwarz erscheinende Fortsetzung des breitdreieckigen Grundes erkennen. Die Schuppe besteht aus einem unteren grünen Teile und einer bräunlichen Spitze, die die Lamina trägt; letztere fällt bei der weiteren Ausbildung der Knospen ab. Die Schuppen sind an der Oberseite zur oberen Hälfte und am Rande mit ein-

zelligen Haaren besetzt. Die äußeren Schuppen sind relativ dick, dreieckig, lederig, die inneren zarter, linealig; der Übergang zu den Laubblättern ist ein plötzlicher.

Anatomie der Schuppen. Wie schon erwähnt, steht an allen Schuppen am Rande (besonders bei den äußersten) und auf dem oberen Teile der Oberseite ein dichter Filz von langen, einzelligen Haaren (auch auf der reduzierten Lamina). Diese Haare erheben sich, wie man auf Längsschnitten erkennt, kaum über die Epidermis und biegen gleich, der Oberfläche dicht anliegend, rechtwinklig nach unten um. Dazwischen zerstreut stehen am basalen Teile der Schuppen keulenförmige Drüsenzotten. Die Drüsenzotten sind bei den äußersten Schuppen ziemlich zahlreich und kräftig, bei den mittleren Schuppen spärlicher vorhanden. Es kommen verschieden ausgebildete Zotten vor, solche, deren Stiel nur aus einer Zellreihe und solche, deren Stiel aus mehreren Zellreihen besteht. Bei den innersten Schuppen sind keine Drüsenzotten mehr vorhanden; hier treten jetzt auch auf der Unterseite zahlreiche einzellige, lange Haare auf, die ein wolliges Polster bilden.

Auch bei dieser Spezies (vergl. *Fraxinus*) metakutisiert die reduzierte Blattlamina an der Spitze der äußersten Schuppen. Zwischen dieser metakutisierten Spitze und dem übrigen Schuppengewebe ist ein Trennungsperiderm ausgebildet, das sich an der Oberseite der Schuppe relativ weit (zu $^2/_3$ der Schuppenlänge) hinunterzieht; außerdem greift das Periderm der Achse zuweilen etwas auf die Unterseite der Schuppe über, so daß das Periderm, wie es bei den äußersten Schuppen, aber auch nur bei diesen, ausgebildet wird, noch eine an dem Schutze der Knospe mitwirkende Rolle spielt.

Es treten in die Schuppen 5 Leitbündel ein, die sich sehr bald verzweigen und blindendigende Äste an den Rand senden, während die mittleren Nerven nach der Spitze zu konvergieren.

Die Zellen der unterseitigen Epidermis der äußeren Schuppen sind nach außen schwach vorgewölbt und vorzüglich auf der Unterseite ziemlich stark verdickt, die Verdickungen kutisiert. Über die Epidermis verläuft eine dünne Kutikula, die schwach gewellt ist. Die Epidermiszellen der Oberseite sind nicht so stark verdickt, vorgewölbt, und ihre Verdickungen ebenfalls kutisiert. Spaltöffnungen sind auf sämtlichen Schuppen nicht vorhanden.

Unter den Epidermen folgt beiderseits Kollenchym, und zwar an der Unterseite eine etwa doppelt so breite Zone (4—7 Zellreihen) als an der Oberseite (2—3 Zellreihen). Die Kollenchymzellen sind allseitig ziemlich gleichmäßig verdickt. Das Parenchym, das die Mitte der Schuppe einnimmt, ist relativ weitlumig; es weist nur sehr kleine Interzellularen auf und führt zahlreiche Kalkoxalatkristalle. Die kollateralen Leitbündel sind nur schwach entwickelt.

Bei den innersten Schuppen ist die Verdickung der Epidermen geringer. Das Kollenchym ist weitlumiger, umfaßt nur noch wenige Zellreihen, und die Zellen sind nicht mehr rund herum verdickt (Eckenkollenchym). Das Parenchym ist kleinlumiger. In der

2.—3. Zellreihe unter der Epidermis liegen in fast ununterbrochener Folge Zellen, die je einen großen Kalkoxalatkristall führen.

Vergleich zwischen Schuppen und Blattgrund. In den Blattgrund treten 5 Leitbündel ein, die sich wie die Schuppen sehr bald weiter aufspalten. Die unterseitige Epidermis besteht aus ziemlich kleinen Zellen, die breiter als hoch sind und deren Außenwände sehr stark verdickt und kutisiert sind. Die oberseitige Epidermis ist (wenigstens im mittleren Teile des Querschnittes) schwächer verdickt, ihre Radialwände sind keilförmig und die äußeren Tangentialwände vorgewölbt. Möglichst tief am Blattgrunde stehen auf der oberen Fläche zahlreiche einzellige Haare und keulenförmige Drüsenzotten; letztere sterben aber schon im Sommer infolge einer unter der Epidermis eintretenden Peridermbildung ab. Das Parenchym des Blattgrundes besitzt nur sehr kleine Interzellularen, seine Zellen sind weitlumig und führen reichlich Kalkoxalat; nach den Rändern des Blattgrundes zu wird die Parenchymzone schmaler (genau wie bei den Schuppen), so daß schließlich das ober- und unterseitige Kollenchym zusammenstoßen. Das Kollenchym unter der unterseitigen Epidermis umfaßt ca. 10, das unter der oberseitigen Epidermis ca. 5 Zellreihen. Die Leitbündel sind hier gut ausgebildet, die Tracheen stehen in Platten, über dem Siebteil liegt kleinlumiges Kollenchym, darüber eine Stärkescheide. Bei den innersten Schuppen wie beim ersten jungen Laubblatte aus der Knospe sind gleich viel, durchschnittlich 13 Mesophyllzellreihen entwickelt. Beim jungen Laubblatt beginnt auf dem im Winter erreichten Entwicklungsstadium gerade die Differenzierung des Leitbündelgewebes. Wie bei den äußeren Schuppen noch eine Vermehrung des Mesophylls erfolgt, so auch in noch stärkerem Maße beim Heranwachsen des Laubblattgrundes. Der fertige Blattgrund erreicht 10 Zellen Dicke. In qualitativer Beziehung stimmen Schuppen und Blattgrund völlig überein; die Schuppen weisen keine ihnen allein zukommende charakteristische Eigenschaft auf (abgesehen von dem zuweilen bei den äußersten Schuppen in stärkerem Maße zur Ausbildung gelangenden Periderm).

7. Typus. *Aesculus flava.*

Die Knospen wurden Ende November gesammelt. Die großen Knospen stehen wie die Laubblätter gegenständig. Es gelangen aber nicht immer beide zu demselben Wirtel gehörigen Knospen zur Entwicklung. An der Knospe sitzen in der Regel 8 Paar kreuzgegenständige Schuppen und 2 Paar junge Laubblattanlagen. Die Knospenschuppen sind typische Blattgrundschuppen; die äußersten sind braun mit trockenem Rande und breit dreieckig; an der Spitze ist die mehr oder weniger große verkümmerte Spreite sichtbar. Die Schuppen werden nach innen zu zunächst größer und dann wieder kleiner; die mittleren sind grün mit brauner Spitze, von zarter Konsistenz und aufgerollt, bei den innersten Schuppen zeigt die aufsitzende Lamina eine deutliche Gliederung. Der Übergang zu den jungen Laubblättern ist ein plötzlicher.

Bei *Aesculus flava* erkennt man auch aus der Betrachtung der ausgewachsenen Sprosse oft sehr deutlich den morphologischen Charakter der Schuppen, da häufig das äußerste Schuppenpaar vor dem Abschluß der Knospe oder auch das innerste Paar nach dem Aufbruche der Knospe sich laubblattartig weiterentwickelt. Diese Entwicklungen führen dann allerdings nicht zur normalen Laubblattform, sondern bilden Übergangsstufen, die oft im Ganzen mehr oder weniger kümmerlich, dreiteilig und ohne Stiel bleiben.

Die Schuppen sind nur am Rande und zwar spärlich, die kleine Lamina der innersten Schuppen, und vor allem die jungen Laubblätter, reichlich mit einzellreihigen Haaren besetzt. Spaltöffnungen fehlen auf allen Schuppen wie auch auf dem Laubblattgrunde.

Anatomie der Schuppen. 2. Schuppenpaar. Wie der Querschnitt zeigt, sind die Schuppen beiderseits mit einem Periderm versehen; die unterseitige Epidermis wird regelmäßig abgestoßen, während die oberseitige Epidermis erhalten bleibt. Die Zellen der letzteren sind ebenso hoch wie breit, die hintere Tangentialwand und die Radialwände sind verdickt und diese Verdickungen deutlich lamelliert, mit Tüpfelkanälen versehen und verhalten sich wie metadermisierte Membranen; sie färben sich mit Chlorzinkjod erst blau nach Behandlung mit Eau de Javelle und geben weder Holz- noch Suberinreaktion. Über die oberseitige Epidermis verläuft eine dünne Kutikula. Unter der oberen Epidermis liegt ein 5 Zellen hohes Periderm, während das Periderm der Unterseite 7—9 Zellen stark ist. Die Korkzellen sind von regelmäßiger, rechteckiger Gestalt, doppelt so breit wie hoch.

Das Mesophyll dieser Schuppen ist (ohne die Korkzellen) im Maximum 15 Zellen hoch und besitzt 2,5—4 mm dicke, gelbleuchtende Membranen. Die Lumina der Zellen sind von unregelmäßiger Gestalt, die Interzellularen ziemlich klein. Die Membranen färben sich mit Phloroglucin-Salzsäure braunrot, enthalten also jedenfalls Lignin, sie sind aber außerdem stark kutisiert, wie die Färbung mit Sudan nach Eau de Javelle-Behandlung und das Ausbleiben der Färbung nach Kalilauge-Behandlung zeigen. Infolge der Kutisierung — und vielleicht auch infolge von Metadermisierung, für die wir allerdings in diesem Falle keine differentes Reagenz haben — ist das Gewebe widerstandsfähig gegen konzentrierte Schwefelsäure.

Die Leitbündel besitzen nur 3—4 Tracheen und zahlreiche, große Siebröhren (s. Fig. 5 a). Sämtliche Zellen des Leitbündelgewebes, vorzüglich auch die Siebröhren, besitzen stark kutisierte Membranen. Nach der Unterseite zu sind die Leitbündel von einer starken, 2—3 Zellen breiten Sklerenchymrinne begrenzt. Sämtliche Zellen der oberseitigen Epidermis, ferner der größte Teil der Mesophyllzellen sowie die Kork- und Sklerenchymzellen sind ganz ausgefüllt mit einem Inhaltsstoffe, der sich in Methylenblau sofort intensiv blau färbt. Es handelt sich hier aber keineswegs um Schleim, vielmehr, wie schon im allgemeinen anatomischen Kapitel erwähnt (s. S. 27), um einen dem braunen Füllstoffe ähnlichen Stoff,

der auch die dort erwähnten Eigenschaften des braunen Füllstoffes besitzt. Es sei noch erwähnt, daß Salpetersäure zwar zunächst den Stoff gelbbraun färbt, die Farbe verblaßt aber beim Erhitzen, auch zeigt Millons Reagenz und die Biuret-Reaktion, daß es sich nicht um einen Eiweißstoff handelt. Im Juli ist der Füllstoff in den Schuppen noch nicht nachweisbar.

Im Frühjahr sind die Zellumina nicht mehr vollständig mit dem Füllstoff angefüllt, die Zellen weisen vielmehr nur noch im Lumen unregelmäßig verteilt liegende, meist der Membran anhaftende Reste davon auf; dieses Einschrumpfen ist wohl auf Wasserverlust zurückzuführen, denn man kann dieselbe Erscheinung erreichen, wenn man Schnitte von im Herbst gesammeltem Material vorsichtig trocken erhitzt.

Im Mesophyll finden sich große Kalkoxalatkristalle. Der ganze trockenhäutige Teil der Schuppen ist abgestorben. Auf Längsschnitten erkennt man, daß das Schuppengewebe gegen das lebende Gewebe der Achse durch ein Querperiderm abgetrennt ist; die Längsschnitte zeigen weiter, daß viele der Mesophyllzellen, besonders im unteren Teile der Schuppe, gekammert und die dem Querperiderm benachbarten zuweilen metakutisiert sind. Die oberseitigen Epidermiszellen erscheinen auf Längsschnitten länger als hoch, die Korkzellen ebenso geformt wie auf Querschnitten. Die Periderme der Ober- und Unterseite sind im unteren Teile der Schuppe am stärksten und laufen nach der Spitze zu allmählich sich verjüngend aus.

Um die Entwicklungsgeschichte der verschiedenartigen Veränderungen im Gewebe der Schuppen zu verfolgen, wurden jüngere Knospen untersucht. Es zeigte sich, daß im Mai bei den äußersten Schuppen gerade die Bildung der Periderme begann; Mitte Juli waren die Periderme schon vollständig ausgebildet und auch die obere Epidermis bereits im Winterstadium mit metadermisierten Verdickungen; das Gewebe des Randes und der Spitze war kutisiert und abgestorben, wie schon die braune Farbe und trockene Konsistenz äußerlich erkennen ließ. Ein Querperiderm war noch nicht vorhanden. Das ganze übrige Mesophyll war noch lebend, führte teilweise, wenn auch in geringen Mengen, Chlorophyll und war noch keineswegs gegen Schwefelsäure widerstandsfähig. Es folgt aus den Beobachtungen an verschiedenen Schuppen, daß das Kutisieren und Absterben des Schuppengewebes an der Spitze und am Rande beginnt, dann von oben nach unten zu fortschreitet, so daß, wenn wir in der Jahreszeit weitergehen, der lebendige Basalteil der Schuppe immer schmaler wird, oder daß, wenn wir an derselben Knospe im Winter die Schuppen von außen nach innen verfolgen, wir bei den weiter nach innen zu liegenden einen immer breiteren lebenden Basalteil finden. Das Querperiderm wird erst zu allerletzt angelegt und ist z. B. an einer Schuppe des 6. Paares, die zu $^3/_4$ abgestorben ist (Ende November), noch gar nicht angelegt.

4. Schuppenpaar. Das mikrochemische Verhalten der Membranen ist noch genau dasselbe wie beim 2. Schuppenpaare. Das

Periderm ist an der Unterseite 5, an der Oberseite 3 Zellreihen hoch. Das Mesophyll umfaßt 7—9 Zellreihen; die Membranen sind zuweilen 4—5 μ dick. Die Sklerenchymscheide greift jetzt fast regelmäßig um die zahlreichen Leitbündel, eine geschlossene Röhre bildend, herum. In den größeren Bündeln finden sich 7—9 Tracheen in Strängen zu 2—3 Tracheen angeordnet. Der Siebteil ist wie bei dem 2. Paare ausgebildet. Füllstoff ist in reichem Maße vorhanden.

6. Schuppenpaar. An der Oberseite ist das Periderm ganz verschwunden, an der Unterseite ist es noch in der oberen Hälfte der Schuppe bis zu 3 Zellen hoch ausgebildet; es ist auf dem Querschnitt in der Mitte am stärksten und erstreckt sich nicht mehr ganz bis an die Ränder der Schuppe. Über dem Periderm bleibt die unterseitige Epidermis erhalten, ihre Zellen sind etwas breiter als hoch, mit elliptischem Lumen, und sind rundherum verdickt. Auch die Mesophyllzellen sind rundherum verdickt, und zwar die nach der Unterseite zu gelegenen Schichten stärker als die übrigen. Die Lumina der Mesophyllzellen sind annähernd von gleicher Form und Größe, das ganze Gewebe ist etwas regelmäßig in Reihen bis zu 7 übereinander angeordnet und führt vereinzelt große Oxalatkristalle. Das Sklerenchym nimmt nach dem unteren Teile der Schuppe hin ab.

8. Schuppenpaar. Das Gewebe dieser innersten Schuppen besteht im November, abgesehen vom Spitzenteil, aus lebenden Zellen, die reich mit Plasma angefüllt sind. Für den Vergleich mit dem Blattgrunde des Laubblattes wurden die Schnitte aus dem unteren Teile dieser Schuppen, wo das Gewebe aus mehr Zellagen besteht, herangezogen. Das ganze Gewebe besteht aus rundlumigen, nur noch wenig verdickten Zellen, zwischen denen, besonders in den peripheren Lagen, nur kleine Interzellularen vorhanden sind. In der Mitte der Schuppe sind die Zellen am größten. Die oberseitigen Epidermiszellen sind etwas breiter als hoch. Die Zellen beider Epidermen sind rundherum gleichmäßig verdickt und haben gerade Radialwände. Die Tüpfel in allen Zellen sind rund bis spaltenförmig. Sklerenchym ist nicht mehr vorhanden. Das Mesophyll ist bis 17 Zellagen hoch. In den Leitbündeln sind nur 3—5 Tracheen, zu Strängen von 1—2 Tracheen vereint, vorhanden. Das ganze Gewebe ist nicht mehr widerstandsfähig gegen Schwefelsäure.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen. Die in der Blattspur vorhandenen 3 Leitbündel teilen sich sehr früh, so daß die Zahl der auf der Narbe der Laubblätter sichtbaren Leitbündel schon nicht konstant ist. Genau ebenso sehen wir die in die Schuppen eintretenden 3 Bündel gleich sich weiter aufteilen und in unbestimmter Zahl ungefähr parallel das Gewebe durchlaufen. Bei den inneren Schuppen ist die Verzweigung der Leitbündel außerordentlich weitgehend, die Schuppen werden von einer großen Zahl am Rande der Schuppen blind endigender und untereinander anastomosierender Leitbündel durchzogen (vergl. auch Schumann, 1889. p. 21).

Anatomisch stimmen die Leitbündel aus dem Blattgrunde des ersten jungen Laubblattes mit denen der Schuppe sowohl in Anordnung als Größe der Elemente vollständig überein. Allerdings zeigt sich beim 1. Laubblatte eine den Schuppen gegenüber etwas weiter fortgeschrittene Differenzierung des Gewebes. In der 8. Schuppe sind die Siebröhren gegenüber denen der äußersten Schuppen im Lumen auf die Hälfte zurückgegangen, von derselben Größe sind sie im jungen Blattgrunde; die Tracheen des jungen Blattgrundes stehen zu 3—5 in Strängen vereint.

Das Gewebe des jungen Blattgrundes ist im ganzen noch recht meristematisch; es umfaßt schon 20 und mehr Zellagen (erst bei dem nächstinneren Laubblatt der Knospe ist die quantitative Übereinstimmung mit der 8. Schuppe vorhanden). Die Zellen der oberen Epidermis sind wenig höher als breit, die der unteren Epidermis ebenso hoch oder weniger hoch als breit. Die Interzellularen im Mesophyll sind klein, peripher finden sich Zwickel; Oxalatkristalle finden sich ebenfalls. Hier wie auch im ausgewachsenen Blattgrunde ist kein Sklerenchym ausgebildet.

Die in der Blattspur vorhandenen 3 Leitbündel lösen sich im Blattgrunde je in mehrere Teilbündel auf, jedoch erfolgt die Verzweigung in bedeutend geringerem Maße, als dies, wie oben erwähnt, bei den breiten inneren Schuppen der Fall ist. Die einzelnen Teilbündel vereinigen sich auf der Übergangszone vom Blattgrund zum Blattstiel zu einem Rohrbündel. Die einzelnen Leitbündel des ausgewachsenen Blattgrundes besitzen Tracheenplatten, welche bis zu 10 Tracheen führen; Siebröhren sind ebenfalls zahlreich ausgebildet, aber englumiger als die der äußeren Schuppen (s. Fig. 5 b). Die Epidermiszellen sind auch hier an der Unterseite etwas flacher als an der Oberseite, hauptsächlich die Außenwand ist verdickt und die Verdickung kutisiert. Unter der Epidermis folgen rundherum 6 Reihen von Kollenchymzellen. Die Kollenchymzellen besitzen allseitig gleichmäßig bis 7 μ verdickte Zellwände. Das übrige Gewebe ist parenchymatisch mit wenig verdickten Wänden, kleinen Interzellularen und rundem Lumen. Im ganzen umfaßt das Mesophyll des ausgewachsenen Blattgrundes 45—50 Zellreihen.

Besonders interessant und für die physiologische Leistung der Schuppen wichtig ist bei dieser Species die komplizierte chemische Umwandlung der Zellmembranen und die Ausbildung eines beiderseitigen Periderms, ferner die Anfüllung des ganzes Gewebes mit einem gegen alle möglichen Reagenzien, vorzüglich Säuren, außerordentlich widerstandsfähigen Stoffe. Der Füllstoff ist im Blattgrunde nicht vorhanden. Das für die mechanische Festigung der äußeren Schuppen so charakteristisch ausgebildete Sklerenchym fehlt dem Laubblattgrunde ebenfalls, der dadurch gleichzeitig als Gelenk zu fungieren imstande ist. Merkwürdig ist ferner die auch von Schumann (1889, p. 19) schon erwähnte Ausbildung sehr weitlumiger Siebröhren in den Schuppen. Die äußersten Schuppen sind, wie aus dem Vergleiche des Mesophylls und des Leitbündelgewebes hervorgeht, auf einer früheren Entwicklungsstufe gehemmt

als die inneren, haben indes eine vorzüglich in der Ausbildung eines kräftigen Periderms und in der mikrochemischen Veränderung der Zellmembranen besonders weitgehende eigenartige Weiterentwicklung erfahren. Die innersten Schuppen und der Blattgrund des 1. jungen Laubblattes stimmen auch bei dieser Species in quantitativer wie qualitativer Beziehung weitgehend überein. Für die Weiterentwicklung des Laubblattgrundes ist die starke Vermehrung des Mesophylls, ferner das Fehlen des Sklerenchyms, sowie der für die Knospenschuppen gekennzeichneten Membranveränderungen charakteristisch.

Dem Typus *Aesculus flava* schließen sich einige Species derselben Gattung an, von denen *Aesculus Hippocastanum* etwas ausführlicher geschildert ist, ferner *Rhodotypos kerrioides, Xanthoceras sorbifolia, Ailanthus glandulosa.* Die übrigen *Aesculus*-Spezies sind durch den Besitz eines Drüsenapparates ausgezeichnet.

Aesculus Hippocastanum. An der Knospe sind ca. 5 Paar kreuzgegenständige Schuppen und 3 Paar Laubblätter ausgebildet. Die inneren Schuppen sind am Rande behaart, mit gleichen wolligen Haaren sind auch die jungen Laubblätter dicht besetzt. Die Verteilung und Dichte der Drüsenzotten auf den Schuppen ist schon auf S. 24 ausführlich geschildert.

Bei den innersten Schuppen tritt auf der Oberseite wie auf der Unterseite (nicht wie Hanstein angibt nur auf der Unterseite) ein Periderm auf, welches auf der Oberseite bis 4, auf der Unterseite bis 7 Korkzellen hoch ist. Das Periderm der Oberseite reicht nicht ganz bis zur Basis der Schuppe, und gerade auf dem nicht verkorkten Teile der Oberseite stehen die Drüsenzotten, ähnlich verhält es sich bei den inneren Schuppen, und in dem Maße, wie das Korkgewebe an Ausdehnung abnimmt, nehmen die Drüsenzotten an Zahl zu.

Der braune Rand der Schuppen und die Spitze bestehen aus zum Teil metakutisierten, zum Teil nur stark kutisierten Zellen, deren Membranen sich auch mit Phloroglucin-Salzsäure rot färben. Das übrige Mesophyll ist verdicktes Parenchym mit kleinen Interzellularen und runden bis spaltenförmigen Tüpfeln; es ist nicht kutisiert, wohl sind die peripheren Schichten metadermisiert, wie schon die gelbe Farbe erkennen läßt. Die Leitbündel sind auch hier speziell im Tracheenteile wieder sehr reduziert; in den größten Bündeln der äußeren Schuppen sind etwa 3—7 Tracheen vorhanden, die Siebröhren erreichen ein bis zu 25 μ weites Lumen. Die sklerenchymatische Verstärkung über den Leitbündeln ist im Vergleich zu *Aesc. flava* nur schwach, es finden sich zuweilen einzelne (bis 10) nicht sehr dickwandige Sklerenchymzellen, zuweilen ist aber selbst bei den äußersten Schuppen kein Sklerenchym mehr vorhanden. Cadura (1886) gibt hierzu folgendes an (p. 8): „An diesen Bastsicheln kann man demnach auch mikroskopisch die Herkunft der Tegmente aus der Blattstielbasis nachweisen, indem die großen Bastsicheln dieser an den äußeren Tegmenten noch zurückbleiben, an den inneren und innersten wegen ihrer Funktionslosigkeit verschwinden.“ Tatsächlich verhält es sich aber so, daß im

Blattgrunde des Laubblattes kein Sklerenchym vorhanden ist, wohl aber im Blattstiele; dieses Beispiel zeigt wieder die Wichtigkeit der morphologischen Unterscheidung zwischen Blattgrund und Blattstiel. Kurz erwähnen wollen wir noch, daß die Drüsenzotten fast vollständig aus stark kutisierten Zellen bestehen. Nach Behandlung mit Eau de Javelle färbt Chlorzinkjod gelb, Sudan färbt die Membranen rot, die Zellen sind haltbar in kochender konzentrierter Schwefelsäure, werden dagegen in kochender Kalilauge ganz zerstört.[1])

Aesculus glabra und *Aesculus parviflora* verhalten sich ähnlich wie *Aesculus Hippocastanum.*

Bei *Rhodotypos kerrioides* gelangt an den äußersten, nur dem Blattgrunde entsprechenden Knospenschuppen Periderm auf beiden Seiten zur Ausbildung, ebenso bei *Xanthoceras* und *Ailanthus*, wo beide Periderme am Rande der Schuppen aneinanderschließen und bis zu 10 (bei *Ailanthus* nach Schumann bis zu 20) Zellen Höhe erreichen.

8. Typus. *Viburnum dentatum.*

Bei *Viburnum dentatum* stehen an der Knospe 3 Paar gegenständige Schuppen. Die Knospen wurden Ende Januar gesammelt. Innerhalb der relativ geringen Schuppenzahl zeigen sich noch Verschiedenheiten bezüglich der morphologischen Gruppen, denen sie angehören. Die Schuppen des 1. Paares sind typische Blattgrundschuppen; zwar kommt es nicht immer zu einer Abstoßung der Lamina, aber, falls diese unterbleibt, sieht man die Lamina stark verkümmert als trockene, längliche Spitze, an der zuweilen die Blattzähne zu erkennen sind, dem Blattgrunde, der eigentlichen dreieckig geformten Schuppe aufsitzen; durch diese Schuppe ziehen, entsprechend wie im Laubblattgrunde, 3 Leitbündel. Die inneren Schuppen zeigen eine reichere Nervatur, welche hauptsächlich durch die Verzweigung der beiden seitlichen Bündel zustande kommt; diese Bündel höherer Ordnung laufen mehr oder weniger parallel zu den Hauptbündeln und ohne mit diesen zu anastomosieren durch die Schuppe; das Mittelbündel verzweigt sich ebenfalls — allerdings nur in geringem Maße — im oberen Teile der Schuppe fiederig, so daß diese inneren Schuppen also gewissermaßen einen Übergang zu der ersten mophologischen Gruppe bilden, wobei die Anteilnahme des Blattgrundes stark überwiegt.

Es sei hier gleich vergleichend auf das andersartige Verhalten der Nervatur des Laubblattgrundes hingewiesen. Im Blattgrunde des ausgewachsenen Laubblattes spalten die beiden Seitenbündel je einen kleinen Flankenteil (das rechte nach rechts, das linke nach links) ab, die Restbestandteile vereinen sich mit dem

[1]) Kutisierte Membranen fand ich außerdem noch an den Zellen der Drüsenzotten von *Pyrus Aria.* Behrens (1886) fand, daß die Membran der Kopfzelle wie die Außenmembran der Stielzellen der Öldrüsen von *Pelargonium*, ferner alle Außenwände der Hautdrüsen von *Ononis spinosa* der ganzen Dicke nach kutisiert sind.

Mittelbündel nach einigen Aufspaltungen und Inversionen zu einem einheitlichen Rinnenbündel auf der Übergangszone zum Blattstiel.

Nur ein ganz geringer, nicht abfallender Spitzenteil der eiförmig gestalteten inneren Schuppen ist braun und trockenhäutig. Die Schuppen sind an dem verkümmerten Laminarteil mit wenigen, langen, dickwandigen Haaren besetzt, ebenso auch, aber in reichlicherem Maße die Unterseite der jungen Laubblätter aus der Knospe. Der Übergang von Schuppen zu Laubblättern ist ein ziemlich plötzlicher. Spaltöffnungen sind auf den Schuppen nicht vorhanden.

Anatomie der Schuppen. 1. Schuppenpaar. Die unterseitigen Epidermiszellen der Schuppen des 1. Paares sind außen stark verdickt (8,5—9,9 μ), die Verdickungen sind kutisiert; die oberseitigen Epidermiszellen sind außen 3,5 μ dick und nicht kutisiert. Die unterseitigen Epidermiszellen sind breiter als hoch und haben ein elliptisches, großes Lumen, die Radialwände und die hintere Tangentialwand sind nur wenig verdickt und besitzen spaltenförmige Tüpfel. Die Epidermiszellen der Oberseite sind von gleicher Form, nur im Ganzen kleiner. Die Zellen der unterseitigen Epidermis sind ausnahmslos metakutisiert.

Das Mesophyll ist in ca. 12 Reihen ausgebildelt. Das Parenchym besteht aus runden, weitlumigen Zellen mit kleinen dreieckigen Interzellularen und reicher punkt- bis spaltenförmiger Tüpfelung. In den Ecken des Querschnittes, also an der Randzone der Schuppe, ist das Parenchym kollenchymatisch verdickt. Die zunächst an die unterseitige Epidermis angrenzende Mesophyllzellreihe metakutisiert ebenfalls. Die Zellen dieser Reihe können nun direkt metakutisieren und die daran anschließenden, tieferliegenden Zellen teilen sich, oder aber, und das ist häufiger der Fall, die Zellen der 1. Mesophyllreihe teilen sich selbst schon mehrmals; jedenfalls metakutisieren immer die Teilprodukte ebenfalls und zwar zunächst immer die nach unten zu liegenden Teilprodukte. Auf diese Weise entsteht unter der unteren Epidermis eine gewöhnlich 3 Zellagen starke Schicht verkorkter Zellen.

Es handelt sich indessen nicht um ein Periderm, wie schon aus der unregelmäßigen Entstehungsweise und dem Mangel einer phellogenen Schicht hervorgeht, sondern, ähnlich wie bei *Syringa Josikaea* (s. S. 37), um eine Mittelstufe zwischen Periderm und Metakutis. Die metakutisierten Zellen schließen alle interzellularraumfrei aneinander und bekommen über die Suberinlamelle noch ziemlich starke Auflagerungen von reinen Kohlehydratlamellen (diese können eine Dicke von 2 - 3 μ erreichen). Zuweilen fand ich auch an der Oberseite der Schuppe ganz vereinzelte Zellen metakutisiert. Was den weiteren mikrochemischen Charakter der metakutisierten Zellen anlangt, so sei noch folgendes erwähnt. Die gemeinsamen Primärmembranen dieser Zellen sind verholzt, vorzüglich stark bei den an die unterseitige Epidermis direckt anstoßenden Mesophyllzellen; außerdem sind diese Lamellen auch kutisiert, sie färben sich nach längerer Eau de Javelle-Behandlung mit Chlorzinkjod gelb, während Vergleichsschnitte mit Phloroglucin-Salzsäure

keine Holzreaktion ergaben; außerdem zeigten die Lamellen die Sudanfärbung. Stark verholzt sind die Primärmembranen der Zellen des äußerlich braun erscheinenden, metakutisierten und abgestorbenen Saumes der Schuppen. Die Verdickungen der Epidermen sind nicht verholzt.

Die Leitbündel dieser Schuppen sind speziell im Siebteil stark reduziert. In mittlerer Höhe der Schuppe finden sich im Mittelbündel etwa 25 Tracheen, vereint in kleinen Strängen von 1—5 Tracheen. Im unteren Teile der Schuppe stehen etwa 50 Tracheen im Mittelbündel und sind in Strängen oder in 1—2reihigen Platten angeordnet. In den bedeutend schwächeren Seitenbündeln stehen die Tracheen zu einem einzigen kleinen Strange vereint.

Auf Längsschnitten sieht man, daß die verkümmerte Lamina ganz aus metakutisierten Zellen besteht; diese Zellen haben vorher häufig noch eine mehr oder weniger schräg gestellte, das Lumen durchziehende Querwand ausgebildet. Die Suberinlamellen sind in diesem Teile äußerst zart, etwa 0,8 μ, heben sich aber in den Präparaten nach längerer Behandlung mit Eau de Javelle und färben mit Sudan sehr deutlich von den Primärmembranen, wie auch von den ihnen noch übergelagerten Kohlehydratlamellen ab. Die Metakutisierung der Spitze hängt mit der der Unterseite der Schuppe direkt zusammen und geht in sie ohne Unterbrechung über. Die Längsschnitte zeigen weiter, daß die Mesophyllzellen wie auch die Epidermiszellen ein wenig in der Richtung des Schnittes gestreckt sind.

Auf Querschnitten erscheinen die Epidermiszellen beider Seiten breiter als hoch und nicht nach außen vorgewölbt. Über und unter den Hauptbündeln, von diesen und von den Epidermen durch stärkeres Parenchym getrennt, findet sich eine Zone zarten Parenchyms mit reichlichen Mengen von Kalkoxalatdrusen in den einzelnen Zellen. Die gemeinsamen Membranen des verdickten Parenchyms sind durchschnittlich 4—5 μ dick. Die Mesophyllzellen besitzen spaltenförmige Tüpfel. In allen Mesophyllzellen und teilweise auch in den Epidermiszellen, vorzüglich aber in den die Leitbündel begleitenden Mesophyllzellen, finden sich zahlreiche, mit Sudan rotwerdende Fettröpfchen.

2. Schuppenpaar. Bei den Schuppen des 2. Paares sind 8 Mesophyllzellschichen ausgebildet. Die Parenchymzellen sind von gleicher Form wie die des 1. Paares, nur die Mesophyllzellen der der oberseitigen Epidermis benachbarten 2. und 3. Zellreihe zeichnen sich durch relativ zarte Struktur ihrer Wandungen aus; diese Zellen führen reichlich Oxalatdrusen. Die unterseitigen Epidermiszellen sind ebenso hoch wie breit und besitzen nach außen vorgewölbte, sehr stark (bis 12 μ) verdickte und kutisierte Außenwände. Die oberseitigen Epidermiszellen sind ebenfalls an der Außenwand stärker verdickt (5 μ) als die entsprechenden Zellen der äußersten Schuppen. Die Zellen der oberseitigen Epidermis sind nicht vorgewölbt und ihre Verdickungen nicht kutisiert; beide Epidermen sind von einer dünnen Kutikula bedeckt. Der braune Spitzenteil dieser Schuppen ist wieder metakutisiert und daran schließt sich

wieder, jetzt aber nur noch etwa bis zur Mitte der Schuppe reichend und nicht in so starkem Maße wie bei den ersten Schuppen ausgebildet, eine metakutisierte Zone der äußersten Mesophyllzellreihen an. Die metakutisierten Zellen sind genau so wie die oben beschriebenen gebaut. Die Leitbündel sind immer noch sehr reduziert. Die Tracheen stehen im Hauptbündel in Strängen zusammen und zwar werden die einzelnen Stränge aus 12 und mehr Tracheen gebildet.

Das 3. Schuppenpaar verhält sich in allen Teilen ähnlich wie das 2., nur hat die Verdickung der Membranen allgemein nachgelassen. An der Unterseite der Schuppen tritt keine Metakutisierung mehr auf, diese beschränkt sich vielmehr auf den äußersten Spitzenteil.

Die innersten Schuppen besitzen neben dem Mittelbündel 9—10 Mesophyllzellreihen. Die 6—8 der unterseitigen Epidermis benachbarten Reihen bestehen aus rundlumigen Parenchymzellen mit 3 μ dicken gemeinsamen Membranen und spaltenförmigen Tüpfeln. Die Interzellularen zwischen den einzelnen Zellen sind ziemlich weit. Ähnlich gebaut ist die der oberseitigen Epidermis zunächst liegende Zellschicht. Das übrige Mesophyll besteht aus zartwandigem Parenchym mit kleinen Interzellularen und führt reichlich Oxalatdrusen. Auch im übrigen Mesophyll finden sich Oxalatdrusen, namentlich in der Nähe der Leitbündel. Die Epidermiszellen der Oberseite sind ebenso hoch wie breit und rundherum verdickt: die äußere Tangentialwand ist 3,5 μ dick und nicht kutisert. Die äußeren Verdickungen der unterseitigen Epidermiszellen betragen ebenso wie bei den äußeren Schuppen 12 μ und sind kutisiert; die äußere Tangentialwand dieser Zellen ist nach außen vorgewölbt. Die Tracheen stehen im Mittelbündel zu 5—10 Tracheen in Strängen vereint, im Ganzen finden sich etwa 20 Tracheen in mittlerer Höhe der Schuppen. In den Seitenbündeln sind die Tracheen zu je einem, bis zu 15 Tracheen umfassenden Strange vereint.

Es zeigt sich also bei den Knospen von *Viburnum dentatum* die häufig zu beobachtende Erscheinung, daß die Verteilung von verkorktem Gewebe auf den Schuppen derartig ist, daß das Knospeninnere wenigstens während der Ruheperiode von einer geschlossenen Korkhülle umgeben ist. Die Korkhülle ist hier einfach (s. auch *Dictamnus*) und kommt dadurch zustande, daß die äußersten Schuppen auf der ganzen, mit der Atmosphäre direkt in Verbindung stehende Fläche, die inneren Schuppen wenigstens an der Spitze und am Rande verkorken.

Anatomie der Laubblätter und Vergleich mit den Schuppen. Es wurde zunächst der Blattgrund eines jungen Laubblattes des 1. Wirtels aus der Knospe untersucht. Um die embryonale Struktur deutlicher erkennbar zu machen, wurden die Schnitte mit Eau de Javelle behandelt zur Entfernung des Plasmas, kurze Zeit in Äther gelegt zur Entfernung der reichlichen, großen Fettropfen und schließlich mit Methylenblau gefärbt. Die Tracheen treten jetzt besonders gut hervor und stehen vereinzelt

oder in kleinen Strängen oder Platten zusammen. Im Ganzen sind etwa 25–30 Tracheen im Mittelbündel angelegt. Der Siebteil ist noch meristimatisch. Neben dem Mittelbündel sind 9—12 Mesophyllzellreihen bereits angelegt. Das Mesophyll besteht aus dünnwandigen, abgerundeten Parenchymzellen, die besonders in den mittleren Schichten in ziemlich lebhafter Teilung begriffen sind. Im Mesophyll finden sich kleine, dreieckige Interzellularen. Die Zellen beider Epidermen sind schwach vorgewölbt. Bei den unterseitigen Epidermiszellen und den ihnen benachbarten Mesophyllzellen beginnt schon eine Verdickung der Membranen. Die Epidermiszellen der Unterseite sind höher als breit, die der Oberseite ebenso hoch wie breit und ihre Lumina von gleicher Größe wie die der Mesophyllzellen. Die schon erwähnten reichlichen Fettmengen finden sich in Form großer Tropfen in sämtlichen Mesophyll- und Epidermiszellen.

Der Blattgrund des ersten jungen Laubblattes zeichnet sich also der innersten Schuppe gegenüber durch eine etwas stärkere Differenzierung des Tracheenteils der Leitbündel aus, während er im übrigen vorzüglich in quantitativer Beziehung weitgehend mit den Schuppen übereinstimmt. Die innersten Schuppen sind ungefähr auf diesem Entwicklungsstadium stehen geblieben, haben aber dann eine dem Laubblattgrunde gegenüber kompliziertere Ausbildung der Nervatur erfahren, worauf wir schon oben hingewiesen haben.

Im Blattgrunde des ausgewachsenen Laubblattes sind neben dem Mittelbündel 12 Mesophyllzellreihen entwickelt; mit dem ausgewachsenen Blattgrunde stimmen also in dieser Beziehung die äußersten Schuppen überein. Wir sehen gleichzeitig, daß die quantitative Entwicklung der jungen Laubblätter des 1. Paares Ende Januar schon fast beendet ist. Das Mesophyll des fertigen Blattgrundes ist rund und weitlumig und nicht nur in den Ecken des Querschnittes, sondern auch peripher vorzüglich an der Unterseite verdickt, mit 5 μ dicken gemeinsamen Membranen; das übrige Mesophyll ist unverdickt und führt kleine dreieckige Interzellularen. Eine Blaufärbung mit Chlorzinkjod wird erst nach Behandlung mit Eau de Javelle erreicht, das Parenchym scheint schwach metadermisiert zu sein. Die der unterseitigen Epidermis nächst gelegene Mesophyllzellreihe schließt an diese fast ganz ohne Interzellularen an. Zuweilen tritt auch in den gemeinsamen Primärmembranen des peripheren Mesophylls Verholzung ein. Im Mesophyll sind zahlreiche Kalkoxalatdrusen vorhanden. Die Tüpfel der Zellmembranen sind punkt- bis spaltenförmig. Die Epidermiszellen sind breiter als hoch und haben ein elliptisches Lumen; sie sind an der Unterseite des Blattgrundes größer als an der Oberseite; diejenigen der Unterseite sind außen 4—5 μ dick und die Verdickungen größtenteils kutisiert. Sonst sind im Blattgrunde keine kutisierenden Stoffe nachzuweisen. Die 3 Hauptbündel sind gleichartig und gut entwickelt, die Tracheen stehen in ein- und mehrreihigen Platten, bis zu 12 Tracheen in einer Platte.

Die quantitative Entwicklung des Mesophylls erreicht bei den äußersten Schuppen denselben Grad wie bei der Entwicklung des Laubblattgrundes, bei den ersteren tritt dazu eine für die physiologische Aufgabe der Schuppen bedeutsame qualitative Veränderung durch Metakutisierung. Für den Laubblattgrund ist wieder charakteristisch die starke Förderung in der anatomischen Ausbildung der Leitbündel.

Acer campestre und *Chenopodium bonus Henricus* schließen sich in ihrem morphologischen und anatomischen Verhalten dem Typus *Vib. dentatum* an. Die Metakutisierung erreicht bei ihnen sogar noch einen stärkeren Grad. Die äußersten Schuppen der Knospen von *Acer campestre* sind, abgesehen von einer kleinen lebenden Basis, ganz metakutisiert und abgestorben; die inneren Schuppen sind nur noch im oberen Teile metakutisiert.

Chenopodium bonus Henricus besitzt unterirdische Knospen. Die Knospenschuppen bilden in ihrer Aufeinandenfolge einen Übergang von der 2. zur 1. Gruppe. Die äußersten Schuppen sind echte Blattgrundschuppen; ihr Mesophyll besteht größtenteils aus dünnwandigen Parenchymzellen, nur die peripheren und die den Leitbündeln benachbarten Zellreihen sind kollenchymatisch verdickt. Die Metakutisierung beginnt in der Nähe der Leitbündel, erstreckt sich aber bei den äußersten Schuppen gewöhnlich auf den größten Teil des ganzen Mesophylls. Ähnlich wie bei *Viburnum* teilen sich die einzelnen Zellen häufig durch eine Querwand, bevor die Teilprodukte metakutisieren.

9. Typus. *Acer macrophylla.*

Acer macrophylla sei kurz als derjenige Typus beschrieben, dessen Knospenschuppen der 2. morphologischen Gruppe angehören und anatomisch in erster Linie durch Metadermisierung des Gewebes charakterisiert sind.

Die Knospen von *Acer macrophylla* besitzen in der Regel 10 Paar gegenständige Knospenschuppen. Die äußeren Knospenschuppen sind trockenhäutig, spröde und beiderseits vorzüglich, aber an den der Atmosphäre frei ausgesetzten Teilen der Unterseite dicht mit dickwandigen, einzelligen Haaren besetzt. Die innersten Schuppen sind an der verkümmerten Lamina noch mit einem wolligen Polster dünnwandiger Haare versehen. Die mittleren Schuppen sind die längsten (bis 10 mm lang). Die äußersten Schuppen sind ganz metadermisiert und abgestorben, die innersten bis auf einen Spitzenteil lebend; dazwischen finden sich alle Übergänge.

Ein Querschnitt durch den metadermisierten Teil einer äußeren Schuppe zeigt, daß vor allem die unter der 3. Mesophyllreihe (von der Unterseite her gerechnet) folgenden 4—5 Zellreihen stark gelbleuchtende und gequollene Membranen besitzen und bis fast zum völligen Verschwinden des Lumens obliteriert sind.

Das übrige Mesophyll besteht aus allseitig verdickten Parenchymzellen, welche fast keine Interzellularen zwischen sich führen.

Die unterseitigen Epidermiszellen und die sich ihnen zunächst anschließenden Mesopyllzellreihen sind, wie die Reaktion mit Phloroglucin-Salzsäure zeigt, in den gemeinsamen Primärmembranen und vorzüglich in den Zwickeln verholzt.

Auf Längsschnitten durch mittlere Schuppen erkennt man, daß der lebende Basalteil von dem metadermisierten Gewebe durch eine etwa 10 Zellen hohe Zone metadermisierter Zellen abgegrenzt ist. Die Suberinlamellen dieser Quermetakutis sind sehr zart, lassen sich aber nach Eau de Javelle-Behandlung durch Sudanfärbung und durch Behandeln mit Chromsäure deutlich nachweisen. Häufig setzt sich die Metakutisierung — ähnlich wie wir das bei *Lonicera alpigena* (s. S. 44) gesehen hatten — noch ein Stück in der unter den Epidermen gelegenen Mesophyllzellschicht nach der Spitze der Schuppe zu fort. Auf Längsschnitten erkennt man ferner, daß sowohl die Epidermiszellen wie die Mesophyllzellen der Schuppen in der Richtung des Schnittes gestreckt sind. Beide Epidermen sind von einer dünnen Kutikula bedeckt. Die Leitbündel sind in den Knospenschuppen außerordentlich reduziert, ihr Verlauf ist dem oben erwähnten (s. S. 53) bei *Acer Pseudoplatanus* geschriebenen analog.

Der Winterzustand der Knospen wird schon früh erreicht. Anfang Juli waren die Knospenschuppen schon in demselben Umfange wie bei den Winterknospen metadermisiert und abgestorben.

Ähnlich verhalten sich die unterirdischen Knospen von *Petasites alba* deren äußere Schuppen wenigstens zum Teil in den peripheren Mesophyllzellschichten metadermisieren.

C. Die Knospenschuppen sind entstanden aus der Anlage eines Blattgrundes, der die Nebenblätter bereits zu entwickeln begann, ohne sie jedoch völlig zu differenzieren.

10. Typus. *Crataegus Crus Galli.*

Die zunächst untersuchten Knospen waren im Dezember gesammelt. Bei kräftig ausgebildeten Knospen finden sich 12—14 Schuppen und 10 und mehr junge Laubblattanlagen. Die Schuppen werden von außen nach innen zu zunächst größer — die mittleren sind etwa 4 mm hoch und 3 mm breit — und nehmen dann nach innen zu wieder an Größe ab. Die äußersten Schuppen sind typische Blattgrundschuppen; man sieht in ihnen verlaufend 3 nach oben zu wenig konvergierende Leitbündel, analog dem Grunde des normalen Laubblattes; die Lamina ist abgestoßen und hat eine deutliche Narbe hinterlassen, seitlich von ihr sieht man einen trockenen, schmalen, mehr oder weniger deutlich sich abhebenden Saum, der den Nebenblättern entspricht. Da der Übergang von den innersten Schuppen zu den äußersten Laubblattanlagen ein allmählicher ist, so folgt, daß bei den Schuppen selbst schon ein gewisser Übergang von den Blattgrundschuppen bis zu den Laminarschuppen erfolgen muß. Tatsächlich sieht man die Veränderung sich derartig vollziehen, daß die Lamina zunächst als verkümmertes

schwarzes Spitzchen erhalten bleibt und eine kompliziertere Ausbildung des Leitbündelsystems erfolgt. Die beiden seitlichen Leitbündel spalten sich zunächst mehrmals auf, dadurch eine gewisse Zone der Schuppe als Nebenblattzone charakterisierend; denn bei dem normalen Laubblatte werden die Nebenblätter durch Leitbündel 2. Ordnung der beiden seitlichen Hauptbündel versorgt. Diese beiden seitlichen Bündel senden außerdem einen freien Zweig in die Lamina, während ihr Hauptzweig sich mit dem Mittelbündel im Stiel vereinigt. Die allmählich geringer werdende Anteilnahme des Blattgrundes an der Schuppe gibt sich daran zu erkennen, daß der Zusammenschluß der 3 Leitbündel bei den nach innen zu folgenden Schuppen immer früher stattfindet. Bei noch weiter nach innen zu folgenden Schuppen erfolgt eine weitere Aufteilung, jetzt auch des Mittelbündels, und damit eine nach innen zu fortschreitende Ausbildung der laminaren Zone. Wir haben also hier sämtliche 3 morphologischen Gruppen in der Aufeinanderfolge der Schuppen von außen nach innen durch alle möglichen Übergangsstufen verbunden. Der trockenhäutige Rand der äußeren Schuppen legt sich infolge der schwachen doppelten Krümmung der Schuppen dicht an die Knospe an, was biologisch dadurch von Wichtigkeit ist, daß dieser Rand aus totem und größtenteils metakutisiertem Gewebe besteht, und dadurch einen besonders guten Abschluß nach außen hin gewährleistet. Die metakutisierten Zellen werden häufig vorher noch durch zarte Querwände gekammert. In der Knospe findet man an den jungen Laubblättern kleine Nebenblätter, sie werden aber bei dieser *Crataegus*-Species bald nach dem Aufbrechen der Knospen abgeworfen.

Wir wollen jetzt im einzelnen die anatomischen Verhältnisse der Knospenschuppen beschreiben.

Anatomie der Schuppen. Äußerste Schuppen. Bei den äußeren Schuppen haben wir auf der Unterseite eine Epidermis und ein aus dieser als Teilungsprodukt hervorgegangenes hypodermales Gewebe. Zur Erläuterung des Begriffes Hypoderm und seiner Definition von Herrn Prof. Meyer zitieren wir aus Kroemer (1903, p. 32): „A. Meyer versteht unter Hypodermen ein- oder vielschichtige, bei allen Organen vorkommende Gewebe, deren Bau erkennen läßt, daß sie die Epidermis in ihren Leistungen als äußerste Schutzschicht unterstützen."

Durch tangentiale Zweiteilung der Epidermiszellen bildet sich eine Initiale, aus welcher sich infolge weiterer Teilungen das Hypoderm entwickelt. Das Hypoderm wird hier 3—4 Zellen hoch; daß diese Teilung in den Epidermiszellen beginnt, läßt sich schon aus dem radialen Zusammenhange aller Epidermiszellen und der darunter liegenden Hypodermzellen vermuten, man kann den Beginn der Teilung entweder an den inneren Schuppen der Winterknospen oder an den äußeren Schuppen im Frühjahr (Mai) direkt feststellen. Die nun in radialen Reihen angeordneten Hypodermzellen ähneln nach ihrer definitiven Ausbildung den Epidermiszellen sehr und haben wie diese eine stark verdickte, äußere Tangentialwand, ebenso stark verdickt sind die Radialwände, die

auf dem Querschnitte eine keilförmige Gestalt haben (s. Fig. 6 a). Über die Epidermis verläuft eine dünne Kutikula.

Cadura (1886) sagt von dem, wie ich mich überzeugte, gleichgebildeten Hypoderm der Knospenschuppen von *Crataegus nigra* mit Unrecht, daß in der Epidermis, wie in den darunter gelegenen schwächer verdickten Zellagen öfters Tangentialteilungen den Anfang einer Peridermbildung anzeigten. Eine Suberinlamelle bildet sich niemals aus, jedoch sind die Zellen in ihren Verdickungsschichten, wie auch Adlerz (1881), dessen Arbeit Cadura übrigens garnicht kennt, für *Crataegus coccinea* angibt, kutisiert. Die Kutisierung beginnt, wie sich an jüngeren Stadien verfolgen läßt, in der gemeinsamen Primärmembran, welche deutlich auf den hinteren Tangentialwänden hervortritt, während sie sich auf den Radialwänden in Sudanpräparaten nicht mehr von den kutisierten Folgelamellen abhebt (s. Fig. 6 b); dort kann man sie aber sichtbar machen durch Behandeln mit Eau de Javelle und Chlorzinkjod. Im Inneren der Hypodermzellen verläuft noch eine zarte Kohlehydratlamelle. Die Kutisierung der Membranen ist sehr stark; nach längerer Behandlung mit Chromsäure oder nach längerem Kochen mit konzentrierter Schwefelsäure bleiben diese Zellschichten (abgesehen von der inneren Kohlehydratlamelle) der Form nach vollständig erhalten und färben sich nachher wieder ebenso intensiv mit Sudan. Daß es sich aber tatsächlich um bloße Kutisierung handelt, folgt daraus, daß nach Kochen mit Kalilauge ein mit Chlorzinkjod sich blau färbender Rückstand bleibt. Das Kochen muß sehr vorsichtig geschehen, da sonst die in den unteren Lagen entstehenden großen Seifenkugeln die darüber liegenden hypodermalen Schichten ganz abreißen.

In sämtlichen Epidermiszellen und oft auch noch in den meisten Hypodermzellen findet sich ein brauner Stoff, der die in der anatomischen Einleitung (s. S. 27) angegebenen Eigenschaften des braunen Füllstoffes zeigt; nach Adlerz soll es sich um ein Harz handeln, indes löst sich der Füllstoff weder in Alkohol, noch in Äther und Chloroform.

Bei einer einschichtigen Hypodermis betrug die Wanddicke der äußeren Tangentialwand der Epidermis 7—7,5 μ, diejenige der Hypodermzellen 4—5 μ. Bei Behandlung mit Chlorzinkjod färben sich zuerst die innersten Lamellen dieser beiden Zellschichten intensiv braun. Die Zellen der oberseitigen Epidermis dieser Schuppen sind flach, etwa dreimal so breit wie hoch, außen wenig verdickt, die Verdickungen kutisiert. Über die Epidermis läuft eine dünne Kutikula.

Das Mesophyll besteht in der Mitte der Schuppe neben dem Mittelbündel aus etwa 14—16 Zellagen; an die oberseitige Epidermis anschließend, besteht es aus ziemlich dickwandigem Parenchym mit rundem, relativ weitem Lumen, kleinen Interzellularen und spaltenförmigen Tüpfeln. An die Hypodermis schließen sich durchschnittlich 2 Schichten von Schleimzellen an (s. Fig. 6 c). Diese Schleimzellen, deren Natur Cadura nicht erkannt hat — er spricht S. 12 von „längsgestreckten Räumen, die von einem

Netzwerk feiner Zellstoffäden durchzogen werden" —, sind groß, etwa doppelt so hoch wie breit. Der Protoplast liegt nach der Unterseite der Schuppe zu in einem relativ kleinen Lumen. Der Schleim ist in Form von Lamellen, deren Schichtung man in Alkoholpräparaten gut erkennen kann, an die hintere Zellwand angelagert. Glyzerin eignet sich übrigens auch gut für die Beobachtung, da der Schleim hierin nur sehr langsam verquillt. Über diese Schleimlamellen geht abschließend eine Zelluloselamelle herüber, sehr oft werden auch mehrere, bis zu 4 derartige Zelluloselamellen angelegt, die dann mit den Schleimlamellen abwechseln (s. Fig. 6c). Die Schleimlamellen färben sich intensiv mit Methylenblau-Glyzerin, wenn sie vorher mit alkoholischer Methylenblaulösung behandelt werden, nicht dagegen mit Kongorot. Kupferoxydammoniak löst nicht, weder Chlorzinkjod noch Jodjodkalium färben die Schleimlamellen blau. Wir haben es demnach hier mit Schleimlamellen zu tun, die der ersten der drei von A. Meyer aufgestellten Gruppen angehören (1907, S. 40). In Wasser verquellen diese Lamellen sofort, und die Zelluloselamellen durchziehen isoliert bogenförmig das Lumen (die Zellstoffäden Caduras?), ebenso verquellen sie in Chloralhydrat. Adlerz hat die Schleimzellen bei *Crataegus coccinea* nicht als solche anerkannt, sieht in ihnen vielmehr ein reichlich luftführendes Gewebe, welches dadurch einen guten Schutz für die Schuppe bilde.

Schleimführende Zellen in Knospenschuppen sind schon früher bekannt gewesen; so erwähnt Frank (1868, S. 113) von den Gummibehältern der Linde: „Diese finden sich in größerer Menge in den Stipulis und in den Knospenschuppen". Es sind dies aber Schleimzellen anderer Art; hier sind die Schleimlamellen der gesamten Zellwand gleichmäßig aufgelagert und nicht von einer Zelluloselamelle bedeckt (vergl. auch A. Meyer, kl. Prakt., S. 129). Auch an anderer Stelle (Frank 1865), wo Frank hauptsächlich Schleimzellen von Samen, Knollen und Achsen untersucht hat, hat er keine Schleimzellen von dem hier auftretenden Typ gefunden. Walliczek (1893, p. 209) teilt die Schleimzellen der Blattepidermen in verschiedene Typen ein, je nach der Anzahl der auf die Schleimlamellen aufgelagerten oder mit diesen abwechselnden Zelluloselamellen. p. 246 heißt es: „Im Innern des Pflanzenkörpers treten im Gegensatz zu den einseitigen Schleimmembranverdickungen der Schleimepidermen allseitige Schleimmembranverdickungen auf. Nur bei Loranthus- und Viscumblättern sind die Schleimverdickungsschichten einseitig angelegt." Es besitzen diese Schleimzellen der Loranthaceen aber auch keine tertiäre Zelluloselamelle (G. Marktanner-Turneretscher, 1885). Wir haben also hier bei den Knospenschuppen von *Crataegus* zum ersten Mal ein Beispiel von Schleimzellen mit einseitig ausgebildeten Schleimlamellen und tertiären Zelluloselamellen im nichtepidermalen Gewebe.

Nun ist noch das ganze Gewebe der Schuppen ziemlich stark metadermisiert, wie schon die gelbliche Farbe der Membranen erkennen läßt; eine Blaufärbung mit Chlorzinkjod bekommen wir daher erst nach Behandlung der Schnitte mit Eau de Javelle.

Auch die tertiären Zelluloselamellen der Schleimzellen sind metadermisiert. Nach 24stündigem Liegen in konzentrierter Schwefelsäure sind die Membranen der Parenchymzellen nur wenig gequollen, die tertiären Zelluloselamellen fast unverändert und werden selbst durch Kochen nicht zerstört. Die Leitbündel sind stark reduziert; im Mittelbündel finden sich zerstreut etwa 22 einzelne Tracheen, die mit Phloroglucin-Salzsäure nur schwach rot werden. Im Mesophyll finden sich ferner Oxalat-Einzelkristalle und -Drusen, die, wie man auf Längsschnitten deutlich sieht, hauptsächlich die der oberseitigen Epidermis näher gelegenen Leitbündel begleiten. Die oberseitigen Epidermiszellen erscheinen auf Längsschnitten doppelt so lang wie hoch, die hypodermalen Zellen wie auch die Mesophyllzellen ebenso lang wie hoch. Neben dem Mittelbündel sind auf mittlerer Höhe der Schuppen durchschnittlich 15 Mesophyllzellreihen vorhanden. Das Mesophyll besteht, abgesehen von den Schleimzellen, aus gleichartigen, rundlumigen Parenchymzellen mit im Mittel 3,5 μ dicken gemeinsamen Membranen. Im Mesophyll finden sich nur kleine Interzellularen.

Innere Schuppen. Bei den weiter nach innen zu folgenden Schuppen nehmen zunächst die Schleimzellen an Zahl zu, es werden 3—4 Reihen übereinander ausgebildet, nehmen jedoch bei den noch weiter nach innen zu gelegenen Schuppen wieder an Zahl ab und bekommen dann eine mehr gestreckte Form. Bei einer Schuppe des 5. Paares ist das Mesophyll noch etwa 10 Zellreihen stark. Ein Hypoderm ist nicht mehr vorhanden und nur die 10—12 μ starken Verdickungen der epidermalen Außenwand sind noch kutisiert; die Verdickungen der Parenchymzellen sind immer noch stark; im Mittelbündel finden sich etwa 35 Tracheen. Bei dem 7. Schuppenpaar sind noch 7 Mesophyllzellreihen vorhanden; die epidermale Verdickung beträgt 7—8 μ; nur stellenweise sind noch 2 Schleimzellreihen übereinander ausgebildet.

9. Schuppenpaar. Die unterseitigen Epidermiszellen sind größtenteils mit Schleimlamellen versehen, ebenso auch einige der oberseitigen Epidermiszellen. Bei dem 11. Schuppenpaar treten die Schleimzellen im Mesophyll sehr zurück und beschränken sich schließlich ganz auf die Epidermen, den allmählichen Übergang zum Laubblatte auch daran erkennen lassend. Bei allen Schuppen ist die der oberseitigen Epidermis benachbarte Mesophyllzellschicht ohne Interzellularen mit der Epidermis verbunden. Die Metadermisierung, die, wie erwähnt, bei den äußersten Schuppen stark ist, ist bei den mittleren Schuppen nur noch gering, und zwar bei den untersuchten Knospen meist bei dem 9. Schuppenpaare gar nicht mehr vorhanden. Die innersten Schuppen sind in mittlerer Höhe neben dem Mittelbündel noch 9, im übrigen 5 Mesophyllzellreihen stark. Die gemeinsamen Membranen der Mesophyllzellen sind 2—2,5 μ dick, ebenso stark sind die außenseitigen Verdickungen der Epidermen. Die Epidermiszellen der Unterseite sind ebenso breit wie hoch, diejenigen der Oberseite breiter als hoch. Die Tracheen stehen im Mittelbündel zu Strängen von 1—6 Tracheen angeordnet.

Im Januar sind selbst bei den äußersten Schuppen noch keinerlei anatomische Veränderungen im basalen Gewebe wahrzunehmen, welche zu dem Abfall der Schuppen in Beziehung stehen.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen. Ein ganz ähnliches Bild wie die soeben beschriebene innerste Schuppe zeigt uns ein Querschnitt durch die Mitte des 1. jungen Laubblattes aus der Knospe. Auch hier sind neben dem Mittelbündel 8—9, im übrigen 5 Mesophyllzellreihen angelegt. Die beiden peripheren Mesophyllzellreihen sind gleichmäßig gestaltet und schließen fast ohne Interzellularen an die Epidermen an. Das Mesophyll ist noch meristematisch, die einzelnen Zellen sind noch nicht gegeneinander abgerundet und besitzen 0,6—0,8 μ dicke gemeinsame Membranen. Die Tracheen stehen genau so angeordnet wie in der Schuppe, sind nur im Ganzen in geringerer Anzahl entwickelt. Wie in den Schuppen finden sich auch hier reichlich Oxalatkristalle. Aus dem Vergleiche ersieht man, daß die inneren Knospenschuppen in quantitativer Beziehung weitgehend mit den ersten jungen Laubblättern übereinstimmen, also auf dem Entwicklungsstadium, das diese im Winter erreicht haben, stehen geblieben sind. In qualitativer Beziehung, also in der Verstärkung der Membranen, der Verschleimung der Epidermen usw., sind die Schuppen den im Ganzen noch meristematischen Laubblättern in der Entwicklung vorangeeilt.

Auf einem früheren Entwicklungsstadium als die inneren Schuppen sind die äußersten, dem Blattgrunde und Nebenblättern allein entsprechenden Schuppen gehemmt. Um einen Vergleich zwischen ihnen und dem Laubblatte anzustellen, wurde zunächst der Blattgrund eines ersten jungen Laubblattes aus der Knospe untersucht. Dieser besitzt genau wie die äußersten Schuppen ein neben dem Mittelbündel 15 Zellen starkes Mesophyll mit kleinen Interzellularen. Das Mesophyll besteht aus gleichlumigen, unverdickten Parenchymzellen. Die Tracheen des Mittelbündels stehen zu Strängen von 2—3 Tracheen vereint, im Ganzen sind etwa 10 Tracheen vorhanden. Der ausgewachsene Blattgrund umfaßt 25—30 Zellagen und weder im Mesophyll noch in der Epidermis sind Schleimzellen ausgebildet. Die Epidermis der Unterseite des Blattgrundes besitzt an der Außenseite eine 6—7 μ dicke, stark kutisierte Tangentialwand und ist von einer dünnen Kutikula bedeckt. Die Kutisierung erstreckt sich keilförmig auch auf die Radialwände und greift zuweilen mehr oder weniger weit auf die hinteren Tangentialwände über, zuweilen ist sogar, wie bei den Epidermiszellen der äußeren Schuppen, die ganze mit der zunächst benachbarten Mesophyllzelle gemeinsame Primärmembran kutisiert; es finden in den Epidermiszellen keine Tangentialteilungen statt; die oberseitige Epidermis des ausgewachsenen Laubblattgrundes ist schwächer verdickt; dieser Epidermis schließt sich das kleinlumige Parenchym ohne Interzellularen an. Das über den 3 kräftig ausgebildeten Leitbündeln — das Mittelbündel besitzt ca. 200 Tracheen — gelegene Parenchym ist weitlumig und stark verdickt. Die zwei Zellen gemeinsame Membran wird bis zu 12 μ dick.

Die Parenchymzellen besitzen runde Tüpfel. Im Blattgrunde befinden sich sowohl Oxalatdrusen wie Einzelkristalle, letztere hauptsächlich in der Nähe der Leitbündel.

In den Epidermen der Laubblattlamina, aber auch nur hier, finden sich die für die Rosaceen charakteristischen Schleimzellen mit einseitiger Schleimanlagerung und einer abschließenden tertiären Zelluloselamelle. Erwähnen wollen wir noch, was für die Rosaceen bisher nicht bekannt war (vergl. Solereder, p. 341), daß die jungen Laubblätter in der Knospe auf der Oberseite unten mit langen, breiten mehrzelligen, ziemlich dickwandigen Haaren besetzt sind.

Die letzte Gegenüberstellung zeigt, daß die äußersten Schuppen in quantitativer Beziehung mit dem Blattgrunde des jungen Laubblattes übereinstimmen. Besonders interessant ist die weitgehende andersartige qualitative Weiterentwicklung, die diese Schuppen dem Laubblatte gegenüber erfahren und die in der Ausbildung einer starken Hypodermis eines mehrschichtigen Schleimzellengewebes, sowie der starken Kutisierung und der Metadermisierung der Zellmembranen besteht. Während der junge Laubblattgrund den äußeren Knospenschuppen gegenüber zu der Zeit in der Differenzierung der Leitbündel noch nachsteht, tritt in der Weiterentwicklung des Blattgrundes, wie wir es auch schon als Charakteristikum für die Typen der anderen morphologischen Gruppen gefunden hatten, in erster Linie eine starke Vermehrung des Mesophylls ein. Dieses Mesophyll zeigt aber im Unterschiede zu den Schuppen einen durchweg gleichartigen Charakter. Schleimzellen finden sich beim Laubblatte nur in Form der für alle Rosaceen typischen Schleimepidermiszellen der Laubblattlamina. Im Laubblattgrunde fehlen die Schleimzellen ganz.

Dem Typus *Craetaegus Crus Galli* schließen sich von den übrigen noch von mir untersuchten Species an: *Crataegus coccinea* und *Crataegus nigra*, welche sich ganz analog verhalten. Bei *Crataegus oxyacantha* wird kein Hypoderm an der Unterseite der Knospenschuppen mehr ausgebildet. Schleimzellen von dem oben bei *Crataegus Crus Galli* beschriebenen Typ sind bei dieser Species nur in geringer Anzahl in den mittleren Schuppen vorhanden. Der obere Teil der äußeren Schuppen ist stark metadermisiert und äußerlich an der braunen Farbe und trockenen Konsistenz erkenntlich.

11. Typus. *Liquidambar styraciflua.*

Die Knospen wurden Anfang Dezember gesammelt. An der Knospe sind etwa 9 Schuppen und 6 oder mehr junge Laubblattanlagen vorhanden. Die Schuppen nehmen zunächst an Größe zu — die mittleren sind etwa 5 mm lang — und dann wieder ab; die äußersten Knospenschuppen sind derb und mit einem gebräunten Saume versehen. Im oberen Ende der Schuppen ist die verkümmerte Lamina sichtbar und seitlich davon stehen 2 schwarze, den Nebenblättern entsprechende Spitzen. Die inneren Schuppen sind

zarter, aufgerollt und am Rande, vorzüglich da, wo er sich überdeckend zusammenschließt, mit langen, spitzen, nicht sehr dickwandigen Haaren versehen. Die Fläche der Schuppen ist nicht behaart.

Die Knospenschuppen entsprechen dem Blattgrunde im Verein mit den Nebenblättern, wie man schon äußerlich besonders gut nach Aufhellen in Chloralhydrat an dem Verlaufe der Nervatur erkennen kann, und bilden nach innen zu einige Übergangsstufen, wobei aber der Übergang zum Laubblatte selbst doch noch ein plötzlicher ist. Bei den inneren Schuppen tritt zuweilen eine etwas tiefere Spaltung zwischen der Nebenblatt- und der Laminarregion auf, während zugleich die verkümmerte Spitze selbst keine Differenzierungen erkennen läßt (s. Fig. 7a—7c).

Das Leitbündelsystem ist, vorzüglich bei den inneren Schuppen, inbetreff seiner Aufteilung stark ausgebildet. Wie den Blattgrund, so durchziehen auch die Schuppe 3 Hauptnerven. Zugleich mit den Schuppen wurden junge Laubblätter aus der Knospe mit aufgehellt und untersucht, diese zeigen, daß die nach außen zu erfolgende Abzweigung von den beiden seitlichen Hauptnerven ganz in das Nebenblatt übergeht und sich dort weiter verzweigt. Bei den Schuppen erfolgen mehrere Abzweigungen der seitlichen Hauptnerven und von diesen ausgehend wieder reichliche Verzweigungen höherer Ordnung (s. Fig. 7a–7d). Bei den jungen Laubblättern stehen auf der Spreite, allerdings nur vereinzelt, ebenfalls lange, spitze Haare. Spaltöffnungen sind auf den Schuppen nicht vorhanden.

Anatomie der Schuppen. Bei den äußersten Schuppen sind die Zellen sowohl der unterseitigen wie der oberseitigen Epidermis stark verdickt. Die Tangentialaußenwand der unterseitigen Epidermiszellen wird bis 8–9 μ, die der oberseitigen bis 4,8 μ dick, sie ist mit zahlreichen Tüpfelkanälen versehen und verholzt, allerdings nicht immer ununterbrochen, d. h. es liegen zwischendurch auch vereinzelte unverdickte und unverholzte Zellen. Die Reaktion mit Phloroglucin-Salzsäure zeigt, daß die Verholzung hauptsächlich die hinteren Tangentialwände und die Radialwände betrifft; die äußeren Tangentialwände sind in ihren Verdickungen nicht verholzt, dagegen wohl kutisiert.

Die Verholzung der Epidermiszellen ist eine relativ seltene, aber gerade den Hamamelidaceen zukommende charakteristische Eigenschaft; wenigstens heißt es bei Engler-Prantl (Bd. III, p. 40): „Die Epidermis (der Blätter) hat fast stets verholzte und auf der Außenseite stärker verdickte Wandungen". Reinsch (1890) erwähnt allerdings bei Untersuchungen der Blattepidermen der Hamamelidaceen nichts von Verholzung. Dippel (1898) gibt teilweise Verholzung der Blattepidermiszellen an für *Cycas* (p. 319), *Nerium*, *Gastena verrucosa* (p. 642), *Chamaedorea gracilis* (p. 643). Wir wollen noch einen anderen Fall von verholzten Epidermen erwähnen, nämlich den bei der Samenschale der Mandel; Zörnig (1909) sagt p. 11 davon: „die braune, schülferige Samenschale besitzt eine Epidermis aus ungleich großen, tonnenförmigen, besonders in der unteren Hälfte reichgetüpfelten, dünnwandigen Steinzellen mit verholzten Wandungen".

Wenn also, wie wir daraus ersehen, eine Verholzung der Epidermiszellen eine den Knospenschuppen durchaus nicht allein zukommende Eigenschaft ist, so ist doch von Interesse, daß sie in unserem Beispiele, wo sie gerade für die Leistung der mechanischen Festigkeit von Vorteil ist, in besonderem Maße ausgebildet ist. Bei der oberen Epidermis ist die Verholzung in stärkerem Maße ausgebildet, als bei der unteren Epidermis.

In den Epidermiszellen — in stärkerem Maße bei der unterseitigen Epidermis — ist reichlich brauner Füllstoff vorhanden, der sich ähnlich verhält, wie der bei *Crataegus Crus Galli* in den hypodermalen Zellen vorhandene. Unter den Epidermen folgt beiderseits zuweilen rund um das Mesophyll herum und an den Rändern der Schuppe zusammenschließend ein Periderm. Das an der Unterseite der Schuppe gelegene Periderm ist stärker ausgebildet, als an der Oberseite. An der Unterseite gelangen etwa 4 Korkzellreihen zur Ausbildung, an der Oberseite deren nur 2. Die Korkzellen sind sämtlich von tafelförmiger Gestalt mit geraden Tangential- und Radialwänden, ziemlich weitlumig, etwa halb so hoch wie breit und mit einer deutlichen Suberinlamelle versehen (s. Fig. 7e und 7f).

Im unteren Teile der Schuppe finden sich etwa 22—25 Mesophyllzellreihen. Durch die Schuppe verlaufen im unteren Teile, den 3 Hauptleitbündeln entsprechend, 3 sie begleitende große Harzgänge, im oberen Teile deren mehrere. Das diese Harzgänge umgebende Parenchym ist englumiger als das übrige Mesophyll; die Mesophyllzellen sind relativ stark verdickt, rundlumig und mit zahlreichen Tüpfeln versehen. Die Interzellularen sind nur klein. In der Regel sind peripher nach der Unterseite zu 2, nach der Oberseite zu eine Mesophyllzellschicht mit kollenchymatischen Verdickungen ausgebildet und schließen ohne Interzellularen aneinander; sie sind wenig längs gestreckt, während das übrige Parenchym aus isodiametrischen Zellen besteht. Im Mesophyll liegen große Kalkoxalatdrusen. Die Leitbündel sind bei den äußersten Schuppen nur sehr schwach entwickelt. Besonders auf Längsschnitten erkennt man, daß die am Rande der Schuppe ja überall genäherten beiden Periderme, vorzüglich am oberen Rande sich vereinigen und dort im Verein mit den außerhalb des Periderms noch liegenden, durch dieses vom Mesophyll der Schuppen abgetrennten, metakutisierten Parenchymzellen einen mehr oder weniger breiten Saum bilden, der als äußerlich brauner Rand sichtbar ist und durch seine anatomische Beschaffenheit sowohl wie durch seine an die Knospe angedrückte Lage einen außerordentlich günstigen Abschluß des Knospeninneren darstellt (vergl. *Syringa, Crataegus*).

Wir wollen jetzt die anatomischen Verhältnisse bei den inneren Schuppen betrachten.

Bei der 4. Schuppe sind die unterseitigen Epidermiszellen noch fast durchweg, besonders in der Mitte des Querschnittes in den inneren Lamellen verholzt; die äußere Tangentialwand ist stark verdickt (7—8 μ) und die Verdickung kutisiert. Die oberseitigen Epidermiszellen sind kleiner und nicht so stark verdickt.

Die äußere Tangentialwand ist etwa 3—4 μ dick; die Zellen der oberseitigen Epidermis sind nicht mehr verholzt. Beide Epidermen sind mit einer dünnen Kutikula bedeckt. Im Mesopyll sind 12—15 Reihen dickwandigen Parenchyms vorhanden. Die Korkbildung ist früh stehen geblieben, unter der unterseitigen Epidermis ist höchstens noch eine Korkzellreihe entwickelt, während an der Oberseite der Schuppe gar keine Korkzellen mehr ausgebildet sind. (Die Schnitte wurden immer, wenn nicht besonders anders hervorgehoben, durch den mittleren Teil der Schuppen geführt.) Sowie bei den 3 äußeren Schuppen ist auch bei der 4. Schuppe das Gewebe schwach metadermisiert. In den Leitbündeln stehen die Tracheen, in den Hauptbündeln 25—30 an der Zahl, zu einzelnen kleinen Strängen vereint, zusammen; in den schwächeren Leitbündeln findet sich je ein Tracheenstrang.

Bei der 6. Schuppe sind die anatomischen Verhältnisse insofern gegenüber der 4. Schuppe andere, als die Verdickungen im ganzen Gewebe geringer sind, sich ferner gar keine Verholzungen und gar keine Ansätze zur Peridermbildung mehr zeigen. Die Zahl der Harzgänge und ebenso die der immer noch sehr reduzierten Leitbündel ist größer als bei den äußeren Schuppen. Metadermisierung ist immer noch schwach vorhanden.

Die 8. Schuppe besteht aus zartem, kleinlumigem Gewebe. Die Epidermiszellen sind nur noch schwach verdickt. Die Mesophyllzellen sind in 12—15 Lagen entwickelt, ihr Lumen ist kaum größer als das der Epidermiszellen. Die Zellen der unterseitigen wie der oberseitigen Epidermis sind in allen Schuppen ebenso hoch wie breit, und die peripheren Mesophyllschichten schließen auch bei den inneren Schuppen ohne Interzellularen an den Epidermen an. In allen Schuppen finden sich vereinzelt Kalkoxalatdrusen.

Anatomie des Laubblattgrundes und Vergleich mit den Schuppen. Um die Schuppen mit dem Blattgrunde zu vergleichen, ist erforderlich, daß wir den Blattgrund in derjenigen Höhe untersuchen, in der die Nebenblätter seitlich inseriert sind. Ein dort geführter Querschnitt vereinigt dann die morphologischen Merkmale der Schuppe: Blattgrundgewebe und seitlich Nebenblattgewebe. Die Anatomie einer Schuppe verhält sich übrigens in ihrer ganzen Höhe annähernd gleichartig.

Zum Vergleiche eignet sich wieder am besten das erste junge Laubblatt aus der Knospe, und zwischen seiner Blattgrundanatomie und der Anatomie der Schuppe herrscht ein in bezug auf die Quantität der Elemente durch die inneren Schuppen vermittelter vollkommener Übergang, der sich auch besonders im Bau der Leitbündel deutlich ausspricht.

Die Anordnung der Tracheen in den Leitbündeln ist in allen Schuppen eine in Strängen von 1—3 Tracheen. Genau dieselbe Anordnung zeigen die Tracheen auf dem Primärstadium des Laubblattgrundes; der Siebteil ist noch unausgebildet. In dem jungen Laubblattgrunde finden sich 15—20 Mesophyllzellreihen in meristematischem Zustande, welche in lebhafter tangentialer wie radialer

Teilung begriffen sind. Die Epidermiszellen sind ebenfalls noch ganz embryonal, mit ziemlich geradlinigen Wänden und etwa von derselben Lumengröße wie die Mesophyllzellen.

Bei der 8. und noch mehr bei der 9. Schuppe sind auch die Epidermiszellwände geradlinig und die Anzahl der Mesophyllzellreihen mit der des jungen Laubblattes übereinstimmend.

Auf diesem eben für den Laubblattgrund beschriebenen Entwicklungszustande sind also, wie aus dem Vergleiche hervorgeht, die inneren Schuppen stehengeblieben. Die äußeren Schuppen, die, wie in der morphologischen Zeichnung erkenntlich, mehr allein dem Blattgrunde, der die Nebenblattregion noch kaum differenziert hat, entsprechen, sind auf einem noch früheren Stadium gehemmt worden (s. Fig. 7a).

Im Blattgrunde des jungen Laubblattes sahen wir lebhafte Teilungsvorgänge, daraus können wir schon vermuten, daß der ausgewachsene Blattgrund in quantitativer Beziehung reichlich von dem Bau der Schuppen abweicht. Tatsächlich umfaßt der Blattgrund des ausgewachsenen Blattes 40—50 Mesophyllzellreihen, während die äußersten Schuppen im Maximum nur 22—25 Mesophyllzellreihen entwickeln. Die Zellen des ausgewachsenen Blattgrundes geben uns indes wohl noch Vergleichspunkte qualitativer Art mit den entsprechenden der Schuppen. Die beim Blattgrunde flachen Epidermiszellen sind ebenfalls an der äußeren Tangentialwand verdickt (5 μ) und die Verdickungen sowie auch teilweise die Radialwände kutisiert. Über die Epidermis läuft eine dünne Kutikula. Verholzung der Epidermiszellen findet nicht statt. Kork wird nicht ausgebildet, außer auf den Narben, die die abgefallenen Nebenblätter hinterlassen. Die 5 peripheren Lagen des Blattgrundmesophylls bestehen aus kollenchymatischem Parenchym mit 4—5 μ dicken gemeinsamen Membranen. Dieses Gewebe ist fast interzellularraumfrei. Das übrige Parenchym ist weitlumig und dünnwandig und besitzt relativ große Interzellularen. Die 3 Leitbündel sind sehr gut entwickelt und besitzen zahlreiche, etwa 16, um einen großen Sekretgang nach der Unterseite zu gruppierte Tracheenplatten mit je 7 und mehr Tracheen in einer Platte. Analog wie in den Schuppen finden sich auch im Gewebe des Blattgrundes zahlreiche Kalkoxalatdrusen, vorzüglich in der Umgebung der Leitbündel.

Die Weiterentwicklung des Laubblattgrundes gibt sich also in 1. Linie in einer starken Vermehrung des Mesophylls, sowie in einer weitgehenden Differenzierung der Leitbündel zu erkennen. Demgegenüber ist den äußeren Schuppen die Verholzung der Epidermen und die Ausbildung eines Periderms eigentümlich. Um die Entwicklungsgeschichte der für die Schuppen charakteristischen Veränderungen zu verstehen, wurden jüngere Knospen untersucht.

Während die zwei Parenchymzellen gemeinsame Membran einer äußersten Knospenschuppe im Winter 2,7 μ mißt, ist sie im Sommer (Juli) erst 2—2,4 μ dick; zu dieser Zeit führt das ganze Mesophyll auch Chlorophyll; die unterseitige Epidermis besitzt eine

äußere Tangentialwand von 2,4 μ Dicke, und unter der Epidermis beginnt gerade die Peridermbildung.

Ähnlich wie die Knospenschuppen von *Liquidambar* verhalten sich diejenigen der unterirdischen Knospen von *Glycerrhiza echinata;* nach Schumann (1889) besitzen ferner *Pirus coronaria, P. malus* und *P. torminalis* fast stets ein Periderm auf den untersten Schuppen. In manchen Punkten schließt sich auch *Rhamnus cathartica* diesem Typus an, letztere Species soll jedoch wegen der für ihre Knospenschuppen in erster Linie charakteristischen starken Metakutisierung im folgenden einer eigenen monographischen Beschreibung unterzogen werden.

12. Typus. *Rhamnus cathartica.*

Die Knospen werden im Januar gesammelt. Es finden sich an einer Knospe durchschnittlich 6 Paar Schuppen und 8 junge Laubblätter. Die Knospenschuppen sind vom Typus der Blattgrund-Nebenblattschuppen, sie sind jedoch morphologisch nicht alle gleichwertig. Die äußersten entsprechen mehr dem Blattgrunde allein; der ziemlich derben, breitdreieckigen Schuppe sitzen seitlich als kleine braune Anhängsel die Nebenblätter an, während die verkümmerte Lamina abgeworfen wird und eine bei den äußeren Schuppen deutlich sichtbare Narbe hinterläßt. Bei dem 2. Schuppenpaare sind die flügelartigen Nebenblätter größer und nicht mehr ganz so scharf von dem übrigen Gewebe abgegrenzt. Bei den Schuppen der inneren Paare endlich, die zugleich die größten und am wenigsten derben sind, sind die Nebenblätter mit dem Blattgrundgewebe innig verschmolzen und die Lamina wird bei ihnen nicht abgeworfen, sitzt vielmehr als unscheinbares Spitzchen den Schuppen auf. Zu den jungen Laubblättern findet in der Regel ein sehr plötzlicher Übergang statt. Die Lamina der ersten jungen Laubblätter ist nämlich von den großen und ihr in der Entwicklung vorausgeeilten, getrennt entwickelten Nebenblättern eingeschlossen, so daß wir hier im Inneren der Knospe gewissermaßen noch einen anderen Typ — die Nebenblätter getrennt als Knospenschuppen ausgebildet — vorfinden. Bei den ersten Laubblättern sind die Nebenblätter größer als die Lamina, an der Spitze leicht gebräunt und ebenso wie die innersten Schuppen am Rande mit langen, spitzen, geschlungenen, nicht sehr dickwandigen Haaren besetzt; bei den inneren Laubblättern sind die Nebenblätter kleiner. Mit Chloralhydrat läßt sich ein Aufhellen der Schuppen von Alkoholmaterial nicht gut erreichen, zumal da das Leitbündelsystem außerordentlich schwach entwickelt ist; jedoch läßt uns die ganze äußere Form der Schuppen wie die Art der zuweilen auftretenden Übergangsschuppen über ihren morphologischen Charakter nicht im Zweifel. Frisches Material läßt sich dagegen leicht aufhellen. In den Schuppen — namentlich deutlich in zuweilen auftretenden Übergangsschuppen — verlaufen 2 Hauptnerven, die den Hauptnerven der beiden Nebenblätter entsprechen, während die Schuppe selbst bis zur Mitte gespalten ist und dadurch die

sonst plötzlich eintretende völlige Aufspaltung der Nebenblätter an einer vermittelnden Stufe zeigt.

Anatomie der Schuppen. Die äußeren Schuppen, also etwa die Schuppen des 2. Paares, besitzen eine sehr stark (bis zu 12 μ) verdickte unterseitige Epidermis. Die Zellen der unterseitigen Epidermis sind etwa doppelt so breit wie hoch und besitzen ein sehr flaches Lumen; die hintere Tangentialwand und die Radialwände sind unverdickt, die Verdickungen der Außenwand sind fast ganz kutisiert. Die Kutisierung geht auch in die Radialwände hinein und greift zuweilen teilweise oder auch ganz um die Zelle herum in die mit der nächst gelegenen Mesophyllzelle gemeinsame Primärmembran (vergl. *Crataegus*). Die Zellen der oberen Epidermis sind ganz ähnlich gebaut, nur ist ihr Lumen weiter und ihre äußere Verdickung nur halb so stark. Beide Epidermen sind von einer dünnen Kutikula bedeckt. Das Mesophyll ist, abgesehen von den Peridermzellen, im Maximum 8—10 Zellen hoch und besteht aus wenig verdicktem Parenchym mit durchschnittlich 2,5 μ dicken gemeinsamen Membranen. Es finden sich im Mesophyll nur sehr kleine Interzellularen und Zwickel. Das Lumen der Mesophyllzellen ist rund und mißt etwa 15 μ im Durchmesser; ihre Membranen leuchten gelblichgrün, und eine genauere Untersuchung zeigt, daß das ganze Gewebe der Schuppe bis auf den untersten Basalteil metakutisiert und abgestorben ist. Die Sudanfärbung wird recht deutlich, wenn die Schnitte kurze Zeit in ziemlich konzentrierter Schwefelsäure gelegen haben, dadurch hebt sich die jeder Zelle, auch den des Leitbündelparenchyms und der Epidermen, eingelagerte Suberinlamelle sehr deutlich gegen die übrigen kutisierten, also ebenfalls rötlich erscheinenden Lamellen der Zellmembranen ab. Daß diese Lamellen, vorzüglich die gemeinsamen Primärmembranen, kutisiert sind, zeigt außer der Sudanfärbung auch die Färbung mit Chlorzinkjod nach Behandlung mit Eau de Javelle; die Lamellen färben sich intensiv gelb; ferner werden die Lamellen nach längerem Kochen in Kalilauge mit Chlorzinkjod blau und zwar zunächst deutlich die Folgelamellen, weniger leicht die Primärmembranen und die Zwickel; diese letzteren sind am intensivsten kutisiert, wie besonders die Behandlung mit Chromsäure zeigt. In diesem Reagenz waren nach $2^1/_2$ Stunden noch Spuren der Membranen und vor allem die Zwickel noch deutlich sichtbar, sonst nur noch die Suberinlamellen. Eine Verholzung der Mesophyllzellmembranen findet nicht statt.

Längsschnitte lehren, daß die Schuppen einen lebenden Basalteil besitzen, dessen Mesophyll größtenteils aus Parenchymzellen besteht, welche ähnlich wie diejenigen des Mesophylls des übrigen Schuppengewebes gebaut sind. Die Membranen dieser Zellen sind weder verholzt noch kutisiert, sie färben sich mit Chlorzinkjod blau; die peripheren Schichten bestehen aus kollenchymatisch verdicktem Parenchym. Dieser basale Teil der Schuppen ist beiderseits bedeckt von einem Periderm; die beiden Periderme sind durch ein bogenförmiges Querperiderm verbunden, welches zugleich das tote metakutisierte Schuppengewebe von dem lebenden Basal-

teile trennt. Das Periderm, sowohl der Ober- wie der Unterseite, verjüngt sich sehr bald nach dem oberen Teile der Schuppe zu, und kommt wegen seiner geringen Ausdehnung (höchstens bei den kleinen äußersten Schuppen bedeckt es einen nennenswerten Teil ihrer Länge) für den Schutz der Knospen vor allem im Winter, wenn die Knospen herangewachsen sind, nicht oder kaum in Betracht. Diese Schutzfunktion übernehmen vielmehr die Metakutis, die Kutisierung und vielleicht der vor allem in den Epidermen, aber auch im Mesophyll reichlich vorhandene Füllstoff. Soweit das Gewebe fertig ausgebildet, d. h. metakutisiert und abgestorben ist, findet sich der Füllstoff bereits im Juli in den Schuppen vor. Der Füllstoff verhält sich gegenüber Schwefelsäure, Kalilauge etc. wie der in der anatomischen Einleitung beschriebene braune Füllstoff, und ist weder in Chloroform noch in Äther löslich; er findet sich im Mesophyll besonders in den peripheren Schichten, am Rande und an der Spitze der Schuppe in allen Zellen. Im allgemeinen besitzt der Füllstoff in Schnitten aus Alkoholmaterial eine schwach hellgraue Farbe, während er in den Epidermen braun gefärbt ist, es sind aber alle möglichen Zwischenfarben vorhanden, so daß wir es wahrscheinlich in allen Zellen mit ein und demselben Körper zu tun haben.

Mitte Juni ist das ganze Gewebe der äußersten Knospenschuppen noch lebendig und gibt keinerlei Suberinreaktion. Ende Juli dagegen finden wir dieselben Schuppen schon im fertigen Winterzustande, mit Metakutis und Querperiderm versehen; bei dem 2. Schuppenpaare dagegen ist zu derselben Zeit auch wohl schon mehr als die Hälfte, von der Spitze aus gerechnet, metakutisiert und abgestorben, indes ein Periderm noch gar nicht vorhanden, oder es beginnt gerade seine Bildung auf der Unterseite. Das Querperiderm entsteht also in den Schuppen zu allerletzt.

Auf Längsschnitten sind die Zellen der Epidermen und des Mesophylls etwa doppelt so lang wie breit. Im Mesophyll liegen vereinzelt große Kalkoxalatdrusen. Die Leitbündel sind bei den äußersten Schuppen außerordentlich reduziert. Bei einer Schuppe des 3. Paares sind im größten Bündel nur etwa 7 Tracheen, zu einem Strang vereint, vorhanden; in den Schuppen des 4. Paares sind die Tracheen zuweilen, beim 5. Paare meist plattenförmig angeordnet. Die inneren Schuppen verhalten sich in allen Stücken genau so wie die des 2. Paares, nur lassen die Verdickungen der Epidermen nach; so beträgt die Verdickung bei einer Schuppe des 4. Paares an der unterseitigen Epidermis 6—7 μ, an der oberseitigen Epidermis 2—2,5 μ; das Mesophyll ist 8 Zellen hoch, ganz metakutisiert, abgestorben und mit Füllstoff versehen. Auf den inneren Schuppen finden sich Spaltöffnungen, allerdings nur in geringer Anzahl.

Wie man bei der Untersuchung verschieden alter Knospen oder an den verschieden weit entwickelten Schuppen ein und derselben Knospe erkennen kann, ergreift die Metakutisierung der Knospenschuppen zunächst die Spitzen und die Ränder der Schuppen und schreitet von dort nach unten zu weiter fort; so sehen wir

bei den Schuppen des 5. Paares schon auf den Querschnitten durch die Mitte das Gewebe größtenteils oder ganz aus reich plasmatischen, lebenden Zellen bestehend, das Mesophyll ist 8 Zellen hoch, die unterseitige Epidermis besitzt eine 9 μ dicke äußere Tangentialwand. Zwischen den Parenchymzellen finden sich nur sehr kleine Interzellularen. Die Leitbündel sind wenig besser entwickelt, als bei den äußeren Schuppen; die oberseitige Epidermis ist kaum noch verdickt. Erst bei höher gelegenen Querschnitten sieht man in den Epidermen und am Rande beginnend, vereinzelt auch schon im Mesophyll metakutisierte Zellen; es sind dies auch gerade diejenigen Zellen, die, wie die vorhergehende Betrachtung des Präparates zeigt, mit Füllstoff versehen sind. Die Membranen des lebendes Gewebes werden nach Behandlung mit Eau de Javelle in Chlorzinkjod blau, nur vereinzelt färben sich die Primärmembranen, sowie die Zwickel leuchtend gelb, ein Zeichen der hier beginnenden Kutisierung. Verholzung von Membranen ist außer bei den Tracheen nirgendwo vorhanden. Die Tüpfelung der Mesophyllzellen ist spaltenförmig.

Die Nebenblätter der jungen Laubblätter, vorzüglich diejenigen des ersten jungen Laubblattes aus der Knospe zeigen ebenfalls eine von dem grünen Basalteil sich abhebende, äußerlich erkennbare braune Spitze, welche sich als vollständig aus metakutisiertem Gewebe bestehend erweist. Die Metakutis ist aber hier, wie auch bei den innersten Schuppen, nicht durch ein Querperiderm gegen das übrige lebende Gewebe abgegrenzt. Ein derartiges Periderm wird vielmehr bei den inneren Schuppen garnicht mehr ausgebildet (s. S. 26 der anatomischen Einleitung und vergl. *Prunus padus*); diese innersten Schuppen zeigen ja eine den Laubblättern schon recht ähnliche Differenzierung des Gewebes.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen. Die Übereinstimmung der anatomischen Verhältnisse der innersten Knospenschuppen einerseits und andererseits der Nebenblätter des ersten jungen Laubblattes ist in quantitativer wie qualitativer Beziehung äußerst weitgehend, wie auch zu erwarten war, da wir diese Schuppen als zwei nicht voneinander getrennten Nebenblättern morphologisch entsprechend erkannt hatten. Wollen wir den Vergleich der anatomischen Verhältnisse auch ziehen zwischen den mittleren Schuppen (den Blattgrund-Nebenblattschuppen) und dem Laubblatte, so müssen wir die Schnitte durch den basalen Teil des jungen Laubblattes führen in der Höhe der Nebenblattinsertionen. Da nun bei dieser Species die mitteren Schuppen einerseits und das junge Laubblatt derselben Winterknospe andererseits auf entwicklungsgeschichtlich recht verschiedener Stufe stehen und geeignete Übergangsformen fehlen, so ist von vornherein eine derartige Übereinstimmung, wie wir sie beim Vergleiche zwischen inneren Schuppen und äußeren Laubblättern anderer Species beobachten konnten, nicht zu erwarten.

Die Schnitte durch den Blattgrund des 1. Laubblattes wurden mit Eau de Javelle behandelt, zur besseren Sichtbarmachung des zarten Gewebes, und darauf mit Methylenblau gefärbt; es zeigt

sich, daß die Leitbündelanlage in dem jungen Laubblattgrunde schon gut entwickelt ist; die Tracheen stehen in Platten von je bis zu 7 Tracheen übereinander. Das Mesophyll besteht aus zartwandigen Parenchymzellen mit kleinen Interzellularen und ist über und unter den Leitbündeln kollenchymatisch ausgebildet. Das Mesophyll ist 11—13 Zellreihen hoch, zeigt also auch daran eine den Schuppen gegenüber fortgeschrittenere Entwicklung des jungen Laubblattes. Das Mesophyll führt zahlreiche große Kalkoxalatdrusen. Die Zellen beider Epidermen sind etwa doppelt so breit wie hoch, die der unterseitigen Epidermis schwach, die der oberseitigen Epidermis nicht verdickt.

Die Nebenblätter fallen beim Aufbruch der Knospen sehr frühzeitig ab; man erkennt an beiden Seiten des ausgewachsenen Blattgrundes die von den Nebenblättern hinterlassenen Narben, die von einem Periderm bedeckt sind; dieses Periderm greift ziemlich weit auf die Unterseite des Blattgrundes über. Die Epidermiszellen des ausgewachsenen Blattgrundes sind etwas höher als breit, auf der tangentialen Außenwand ziemlich stark verdickt (5—7 μ) und diese Verdickungen kutisiert. Das Mesophyll ist parenchymatisch, besitzt nur wenig verdickte Membranen und führt kleine Interzellularen; die peripheren Schichten des Mesophylls sind kollenchymatisch verdickt. Metakutisierung findet nicht statt. Die Leitbündel des ausgewachsenen Blattgrundes sind stark entwickelt, sie enthalten zahlreiche, große, bis 15 Tracheen zählende Tracheenplatten.

Während also, wie wir aus der vorstehenden Gegenüberstellung deutlich ersehen, die äußersten Schuppen den inneren gegenüber kaum eine stärkere Ausbildung des Mesophylls zeigen, tritt beim Heranwachsen des Laubblattgrundes eine starke Vermehrung des Mesophylls, das bis zu 40 Zellreihen umfaßt, ein. Das Leitbündelgewebe ist bei den Schuppen dieser Species außerordentlich reduziert. Die starke qualitative Veränderung des Schuppengewebes, welche in der Metakutisierung und Kutisierung der Membranen besteht, und infolge ihrer Verteilung an den einzelnen Schuppen eine dichtgeschlossene Hülle verkorkter Zellen um das Knospeninnere bildet, bietet in Gemeinschaft mit dem reichlich vorhandenen Füllstoff der Knospe einen äußerst günstigen Schutz, sowie einen vorteilhaften Abschluß des Knospeninneren infolge der durch ihre starke Krümmung der Knospe dicht angepreßten Schuppen.

Ganz ähnlich wie *Rhamnus cathartica* verhalten sich die Knospenschuppen von *Rhamnus saxatilis; Rhamnus frangula* besitzt dagegen offene Knospen, deren Blätter sich durch ihre reichliche Behaarung auszeichnen; ferner schließen sich von den von mir untersuchten Pflanzen dem hier beschriebenen Typus noch an: *Carragana arborescens, Glycerrhiza echinata, Kerria japonica* und *Rosa rugosa*. Alle diese Species haben also als gemeinsames Merkmal eine starke, bei den äußersten Schuppen durchgreifende, bei den inneren Schuppen mehr auf die Spitze und die Randzonen beschränkte Metakutisierung des Mesophylls und in manchen Fällen auch beider Epidermen.

Bei *Rosa rugosa* finden wir in besonders deutlichem Maße die häufiger schon erwähnte Erscheinung, daß die Zellen nicht direkt metakutisieren, sondern erst durch mehrere dünnwandige, paralle Scheidewände gekammert werden, und daß dann erst diese einzelnen Teilprodukte eine ringsherumlaufende Suberinlamelle erhalten. Die Knospenschuppen von *Rosa* sind außerdem durch den Besitz von randständigen Drüsenzotten ausgezeichnet. Bei *Carragana arborescens* tritt unterhalb der reduzierten Leitbündel starkes Sklerenchym auf.

13. Typus. *Prunus padus.*

Wir wollen hier zunächst einen Versuch Goebel's erwähnen. Die Möglichkeit, die Identität von Knospenschuppen- und Laubblattanlage experimentell nachzuweisen, hat Goebel bei zahlreichen Holzgewächsen und zwar bei Vertretern seiner 3 verschiedenen Haupttypen einwandfrei nachgewiesen und für *Prunus padus* ausführlich beschrieben (1880, p. 803 ff.). Er entblätterte im April austreibende Zweige und junge Pflanzen ganz oder teilweise und erreichte, daß die Achselknospen, die normal erst im folgenden Frühjahr zur Entfaltung gelangt wären, sich wenige Tage nach der Entfernung der Stützblätter entwickelten. Dabei unterblieb die Ausbildung der Schuppen ganz oder teilweise, je nach dem Zeitpunkte der Entblätterung und „die Laubblattanlagen, die, wenn man den Sproß sich selbst überläßt, ihre Spreite verkümmern lassen und ihren Blattgrund anders ausbilden, hatten sich hier zu normalen Laubblättern entwickelt, die Metamorphose war unterblieben".

Goebel rechnet die Schuppen von *Prunus padus* zu den Blattgrundschuppen; wir fügen sie ein in den Typus der Blattgrund-Nebenblattschuppen, da die Nebenblätter, wenigstens bei den mittleren und inneren Schuppen, in bestimmter Weise an dem Aufbau der Knospenschuppen beteiligt sind. Es ergibt sich dies aus dem Leitbündelverlauf. Es treten nämlich bei den erwähnten Schuppen zahlreiche seitliche Verzweigungen an den zum Mittelbündel parallellaufenden Seitenbündeln auf. Vergleichen wir hiermit die Verhältnisse am normalen Laubblatte, so müssen wir den durch die Verzweigung der Seitenbündel versorgten Gebieten stipuläre Natur zuschreiben. Der eigentliche Blattgrund wird durchzogen von 3 Leitbündeln, bei denen keine weiteren Verzweigungen auftreten; so verhalten sich die äußersten Schuppen, bei denen es noch nicht zu einer Differenzierung der Nebenblattregion gekommen ist und welche wir in Übereinstimmung mit Goebel als Blattgrundschuppen bezeichnen können.

An den Knospen gelangen im Durchschnitt 11 Schuppen und 7 junge Laubblätter zur Ausbildung. Der Übergang von den Schuppen zu den Laubblättern ist ein plötzlicher. Bei anderen Rosaceen ist dieser Übergang ein allmählicher und zwar dadurch, daß, wie z. B. bei *Rosa,* deren Schuppen ebenfalls dem Typ der Blattgrund-Nebenblattschuppen angehören, eine Aufspaltung der

Schuppen eintritt, derart, daß je weiter die Schuppen nach innen zu folgen, eine um so größere Zone der Nebenblätter vom Blattgrunde getrennt zur Entwicklung gelangt. Bei *Prunus padus* unterbleibt diese Aufspaltung der Schuppen.

Die äußersten Schuppen sind breiter als hoch, in ihrer ganzen Ausdehnung braun gefärbt und von derber Konsistenz, die inneren länger als breit, aufgerollt und im basalen Teile grün gefärbt. Auf den inneren Schuppen finden sich zahlreiche Spaltöffnungen. An der reduzierten Lamina, die als kleines, braunes Spitzchen an den Schuppen zu erkennen ist, sowie an der Basis der jungen Laubblätter aus dem Inneren der Knospe finden sich kleine Büschel von zarten, mehrzelligen, dünnwandigen Haaren.

Anatomie der Schuppen. 1. bis 4. Schuppe. Querschnitte durch die Mitte der Schuppen weisen etwa 18 Mesophyllzellreihen auf. Das Mesophyll besteht aus rundlumigem, parenchymatischem Kollenchym mit stark verdickten Wänden und kleinen Interzellularen; in den peripheren Schichten sind die Verdickungen am stärksten. Auf Längsschnitten erscheinen die Mesopyllzellen in den peripheren Zellreihen wenig, in den mittleren Zellreihen garnicht gestreckt. Auf dem derberen unteren Teile ist die Schuppe beiderseits teilweise von einem Periderm bedeckt; die beiden Periderme sind durch ein Querperiderm miteinander verbunden und zwar durchdringt dieses Querperiderm z. B. bei der 3. Schuppe das Gewebe am Ende des untersten Drittels. Bei den äußersten Schuppen ist der durch das Querperiderm nach oben zu abgegliederte Teil der Schuppe oft nur eine schmale Randzone, während sich diese Zone bei den mittleren Schuppen auf die Hälfte der ganzen Schuppenlänge oder auf einen noch größeren Teil erstreckt. Nur das Periderm an der Unterseite der Schuppe reicht weit herunter, sodaß der ganze basale Teil dort von einer schützenden Korkschicht bedeckt ist, während das Periderm der Oberseite, welches sich bogenförmig an das Querperiderm ansetzt, sich sehr bald verjüngt, sodaß der unterste Teil der Oberseite wieder frei von Kork bleibt; statt dessen finden wir an der Stelle die Epidermiszellen größtenteils metakutisiert (s. S. 26).

Das Querperiderm hat, wie man an seiner Lage erkennt, nichts zu tun mit einem Trennungsperiderm zwischen Blattgrund und Blattlamina, wie ein solches häufig an den Knospen von *Prunus padus* bei den alleräußersten Schuppen, die die Lamina abstoßen, auftritt (bei diesen äußersten Schuppen sieht man dann im Längsschnitt 2 Querperiderme übereinander, zwischen denen das Metaderm liegt). Es entspricht auch nicht einem Periderm, welches mit einem eine Trennung innerhalb des Blattgrundes verursachenden Periderm morphologisch zu vergleichen wäre, denn eine wirkliche Abtrennung an der Stelle erfolgt bei den Schuppen nie und auch das normale Laubblatt trennt sich beim Blattfall ganz von der Achse, es bleibt nicht etwa ein Teil des Blattgrundes stehen. Das Querperiderm ist also eine, den äußeren Schuppen eigentümliche, als Abgrenzung zweier verschiedener Gewebsteile dienende Neubildung.

Das basale Periderm der Unterseite erreicht zuweilen eine Höhe von 10 Zellen, dasjenige der Oberseite eine solche von 6 Zellen; die Korkzellen sind sehr dünn, plattenförmig mit mehr oder weniger stark gewellten Radial- und Tangentialwänden (s. Fig. 8).

Die unterseitige Epidermis besteht, soweit sie nicht dort, wo ein Periderm zur Ausbildung gelangt, völlig abgestoßen ist, aus Zellen, deren tangentiale Außenwände sehr stark (7—7,5 μ) verdickt sind; ihre Radialwände haben keilförmige Gestalt; die Verdickungen sind stark kutisiert; über die Epidermis verläuft eine dünne Kutikula. Die Zellen der unterseitigen Epidermis sind ebenso hoch wie breit, auch auf Längsschnitten, während diejenigen der oberseitigen Epidermis auf Längsschnitten länger als hoch erscheinen; die Verdickungen der tangentialen Außenwand der oberseitigen Epidermiszellen sind geringer (2,3—2,5 μ), aber ebenfalls kutisiert.

Das oberhalb des Querperiderms liegende Gewebe ist abgestorben und die Zellmembranen erscheinen stark gelb leuchtend; auch die Mesophyllzellmembranen des lebenden Teiles leuchten, allerdings nur schwach, gelblich grün. In Eau de Javelle verschwindet die gelbe Färbung der Membranen. Alle diese Zellen, vorzüglich also diejenigen des abgestorbenen Teiles der Schuppe sind stark metadermisiert. Kutisierende Stoffe sind in den Zellmembranen nicht nachzuweisen. Nur in der Nähe des Querperiderms und zwar im Längsschnitt oberhalb desselben und an das Periderm angrenzend sind vereinzelte der Mesophyllzellen metakutisiert (s. Fig. 8). Ferner sind die an das Querperiderm zunächst anschließenden Mesophyllzellen des toten Gewebeteiles, soweit sie nicht metakutisiert sind, in den Membranen kutisiert. Die Suberinlamelle der metakutisierten Zellen ist in der Figur durch schärfere Konturierung der Membraninnenseite angedeutet. Das Mesophyll erscheint auf Längsschnitten gestreckt und weist spaltenförmige Tüpfel auf.

Der lebende Teil des Grundparenchyms färbt sich mit Chlorzinkjod in den Folgelamellen schwach blau, während die Primärmembranen, sowie die Membranen des toten Gewebeteils gelblich leuchtend bleiben. Nach längerer Behandlung mit kalter Kalilauge tritt die Färbung kaum besser hervor, wohl sehr deutlich nach Behandlung mit Eau de Javelle.

Die Leitbündel dieser äußeren Schuppe sind außerordentlich reduziert.

In sämtlichen Zellen des toten Gewebeteils, sowie in allen Korkzellen findet sich brauner Füllstoff, der sich weder in Kalilauge, noch in Schwefelsäure selbst bei starkem Erhitzen löst. Chloroform, Äther und Alkohol lösen ebenfalls nicht; der Füllstoff tingiert sich in Anilinblau und in Methylenblau.

Wir betrachten jetzt die anatomischen Verhältnisse der mittleren und inneren Schuppen. Bei der 6. Schuppe sind in dem lebenden Basalteile noch etwa 12, in dem oberen abgestorbenen Teile 8—10 Mesophyllzellreihen ausgebildet. Die unterseitigen

Epidermiszellen besitzen 4,8 μ dicke kutisierte Außenwände; die Zellen der oberseitigen Epidermis sind nur noch wenig verdickt und etwas höher als breit. Beide Epidermen sind von einer dünnen Kutikula bedeckt. Das Mesophyll besteht aus rundlumigen, kollenchymatisch verdickten Parenchymzellen und besitzt, besonders in den peripheren Lagen, stark verdickte Membranen. Kleine Interzellularen finden sich hauptsächlich in den mittleren Schichten; auf diese Zellschichten ist auch jetzt die Metadermisierung des lebenden Teiles beschränkt. Der tote Gewebeteil ist wieder in seiner ganzen Ausdehnung stark metadermisiert und enthält reichliche Mengen Füllstoff.

Das Periderm greift auch auf der Unterseite der Schuppen jetzt nicht mehr ganz herunter — etwa noch $^1/_5$ der Basis bleibt von Kork frei — während es auf der Oberseite überhaupt verschwunden ist. Das Querperiderm greift noch ganz durch das Gewebe hindurch.

8. Schuppe. Im Mesophyll finden sich noch 8 Zellreihen, die aus stark verdicktem kollenchymatischen Parenchym bestehen, mit Ausnahme der 3 mittleren Lagen, welche weniger verdickt sind. Die unterseitigen Epidermiszellen besitzen 4—5 μ dicke, die oberseitigen Epidermiszellen 3—4 μ dicke Außenwände, ein relativ weites Lumen und sind schwach vorgewölbt. Die Verdickung der oberseitigen Epidermis ist nicht kutisiert. Die Zellen des oberen Schuppenteiles sind auch hier noch stark metadermisiert, enthalten Füllstoff und sind abgestorben, aber diese Zone ist gegen das lebende Gewebe nicht durch ein Querperiderm abgetrennt — dies gelangt hier nicht mehr zur Ausbildung (s. S. 26) —, sondern vielmehr durch eine Zone kutisierter und metakutisierter Zellen; die Metakutisierung ergreift dort auch die Epidermen. Die kutisierten Membranen bleiben wie die Suberinlamellen lange in Chromsäure erhalten. Die Leitbündel sind hier etwas weiter entwickelt; in den größeren Bündeln finden sich bis zu 30 Tracheen, in Strängen von 6—12 Tracheen vereint.

Die 9. und 10. Schuppe verhalten sich der 8. ganz ähnlich, nur bestehen sie fast ganz aus lebendem Gewebe und haben in allen Verdickungen nachgelassen.

Die innersten Schuppen besitzen neben dem Mittelbündel 8—9 Mesophyllzellreihen. Die Ungleichartigkeit der peripheren und mittleren Zellagen ist verschwunden. Das ganze Gewebe trägt den Charakter eines gleichmäßigen, nicht sehr verdickten Parenchyms, die unterseitigen Epidermiszellen sind wenig höher als breit, die äußeren Tangentialwände 2 μ dick, ebenso dick sind auch die übrigen Zellwände. Die oberseitige Epidermis besteht aus weitlumigen Zellen mit wenig vorgewölbten Außenwänden. Die Leitbündel stimmen mit denen des jungen Blattes überein. Die Tracheen stehen zu 5—7 in Strängen oder Platten zusammen. In allen Schuppen finden sich Oxalat-Einzelkristalle und -Drusen.

Mitte Juni ist ein Periderm noch bei keiner Schuppe auf der Ober- oder Unterseite vorhanden, wohl findet sich bei den äußersten Schuppen die durch die abgestoßene Lamina entstandene Narbe

bereits mit einem Periderm bedeckt. Das Gewebe der äußersten Schuppen ist schon ziemlich stark, besonders in den Primärmembranen, metadermisiert.

Anatomie des Laubblattes und Vergleich mit den Schuppen. Zunächst wurde der Blattgrund des ersten jungen Laubblattes aus der Knospe untersucht. Das Gewebe ist zart parenchymatisch. Die Epidermiszellen besitzen gerade, unverdickte Radialwände, die der unterseitigen Epidermis sind ebenso hoch oder höher als breit, die der Oberseite weitlumig, mit vorgewölbten Außenwänden, wie bei den inneren Schuppen. Das 9—10 Zellschichten starke Mesophyll besteht aus gleichmäßigen, parenchymatischen, rundlumigen Zellen mit zahlreichen rundlichen Tüpfeln. Im Mesophyll finden sich nur kleine dreieckige Interzellularen. Das Leitgewebe ist noch embryonal, die primären Tracheen sind teils plattenförmig, bis zu 7 in einer Platte, angeordnet.

Im Blattgrunde des ausgewachsenen Laubblattes finden sich peripher 5 Reihen stark verdickter kollenchymatischer Zellen, die gemeinsamen Membranen der Kollenchymzellen sind 5—6 μ dick. Das übrige Mesophyll besteht aus relativ weit- und rundlumigem Parenchym und kleinen Interzellularen. Die Anzahl der Mesophyllzellen im ausgewachsenen Blattgrunde beträgt 38—40. Die außenseitige Verdickung der unteren Epidermis ist 4,5 μ, die der oberen 2,5 μ stark. Die Verdickungen der Epidermen sind kutisiert. In den Leitbündeln stehen die Tracheen in großen Platten, bis zu 12 Tracheen in einer Platte. Der Blattgrund ist mit ziemlich zahlreichen, einzelligen, dickwandigen Haaren versehen. Im Blattgrunde finden sich zerstreut, wie in den Schuppen, Kalkoxalatdrusen und Einzelkristalle.

Die Knospen wurden im Januar gesammelt. Zu der Zeit steht also, wie aus den obigen anatomischen Daten hervorgeht, der Blattgrund des ersten jungen Laubblattes aus der Knospe auf derselben Entwicklungsstufe bezüglich der Differenzierung des Gewebes wie die innerste Schuppe. Letztere unterscheidet sich nur dadurch von dem jungen Laubblatte, daß die Weiterbildung der Lamina völlig unterbleibt und eine Abspaltung der Nebenblätter aus dem Blattgewebe nicht erfolgt. Die nach außen zu folgenden Knospenschuppen haben sich nun von diesem Stadium aus noch weiter quantitativ entwickelt durch Vermehrung des Mesophylls und Entwicklung eines Periderms, qualitativ durch die beschriebene Art der mikrochemischen Veränderung und der Verstärkung der Zellmembranen. Der Blattgrund des Laubblattes erfährt eine Weiterentwicklung derart, daß das Mesophyll in bedeutend stärkerer Weise wie bei den Knospenschuppen vermehrt wird und zwar so, daß das fertige Organ im Unterschiede zu den mehr oder weniger flachen Schuppen eine rundliche Querschnittsform annimmt. Die Verstärkungen der Zellmembranen bleiben in den Epidermiszellen hinter denjenigen bei der Schuppe zurück, während sie in den Mesophyllzellen denjenigen der äußeren Schuppen gleichkommen. Während die Reduktion, die die Leitbündel der Knospenschuppen erfahren, um so stärker ist, je weiter die Schuppen nach außen

an der Knospenachse stehen und bei diesen Schuppen nur die für die mechanische und physiologische Leistung in Betracht kommenden Faktoren besonders zur Ausbildung gelangen, findet eine Weiterdifferenzierung des Leitbündelgewebes in starkem Maße bei der Weiterentwicklung des Laubblattgrundes statt.

In allen wesentlichen Stücken ähnlich verhalten sich die Knospenschuppen der nach Herbarmaterial untersuchten Rhamnacee *Colletia crenata*.

Dem Typus *Prunus padus* sind schließlich von den untersuchten Pflanzen noch die Polygonaceen anzureihen, insofern als die für sie charakteristischen Blattscheiden, welche die Knospenschuppen darstellen, sich morphologisch ähnlich verhalten wie Blattgrund-Nebenblattschuppen. Wir werden weiter unten noch sehen, daß bei Polygonaceen *(Rheum, Polygonum, Rumex)* nicht nur die Knospenschuppen, sondern auch die zahlreichen stehen bleibenden Laubblattscheiden stark metadermisieren.

VI. Die für Knospe als Ganzes charakteristischen Schutzeinrichtungen.

In der Literatur finden sich zahlreiche Angaben über die verschiedenen Arten der für die ganze Knospe in Betracht kommenden Schutzeinrichtungen.

Die Bezeichnung der intrapetiolaren Knospen rührt von Benjamin (1852) her. Er sagt: „Unter intrapetiolaren Knospen verstehe ich solche, die sich innerhalb der Basis des Blattstieles, statt wie gewöhnlich außen und oberhalb desselben in seiner Achsel entwickeln. Es finden sich alle Übergänge bis zur vollständig geschlossenen Höhle."

Eichler (1861) erwähnt die für die ganze Knospe wirksamen Schutzeinrichtungen, welche durch Umänderungen des Blattgrundes zustande kommen und als sogenannte Stipularscheiden am vorzüglichsten in den Familien der Umbelliferen und Ranunculaceen und als Tuten in den Familien der Magnoliaceen und Polygonaceen ausgebildet sind. Mikosch (1876) versteht unter Knospendecken im allgemeinen folgendes: „Die Knospendecken sind Blattgebilde, die entweder als die ersten seitlichen Sprossungen an der blättererzeugenden Achse erscheinen, oder sie sind mit dem Stamme in Verbindung bleibende Reste von schon abgefallenen Laubblättern."

Wiesner (1884) spricht in den Fällen, wo Reste des Blattes als Schuppen fungieren, von einer den Stipular-, Vaginal- und Laminartegmenten als gleichwertig nebenzustellenden 4. Schuppenkategorie, den Artikulartegmenten. Diese Artikulartegmente können allein den Schutz der Knospe übernehmen, es können aber auch außerdem — und das scheint häufiger der Fall zu sein — echte Knospenschuppen vorhanden sein.

Feist (1887) hat eine ausführliche Arbeit über die Schutzeinrichtungen, welche die Knospe als Ganzes betreffen, geliefert,

unter Mitberücksichtigung der intrapetiolaren Knospen, sowie der in die Achse versenkten Knospen, die wir intraachsiale Knospen nennen wollen.

Potter (1891) hat Untersuchungen angestellt, betreffs der Schutzeinrichtungen der Knospen tropischer Bäume gegen Trockenheit und Hitze vorzüglich. P. gibt 4 Hauptmittel des Schutzes an: 1. Schutz der Knospen durch Nebenblätter; die Blätter zahlreicher Knospen sind 2. dadurch geschützt, daß sie im Jugendzustande eine vertikale Stellung einnehmen, und so vor den auffallenden Sonnenstrahlen gesichert sind; diese Wirkung kann 3. noch dadurch verstärkt werden, daß die sich entfaltenden Knospen von älteren Blättern beschattet werden. Schließlich erwähnt P. noch den für manche Knospen wirksamen Schutz durch Gummi- und Harzüberzüge.

Über die verschiedenen Arten des Schutzes für den jungen Sproß schreibt Lubbock (1891, p. 142): „This important function is effected in various ways, by the stipules (hier, wie bei den nächsten 3 Typen meint L. die betreffenden Teile des normalen ausgewachsenen Laubblattes), by the base of leaves, by the more or less expanded base of the petiole, by the pedestal of the petiole, by scales, by hairs, by gummi secretions etc." Lubbock legt in seiner Arbeit den Hauptwert auf die Nebenblätter; bezüglich ihrer Funktion schreibt er p. 218: „the primary purpose seams to be to protect the bud", weiter p. 221: „the reason for the presence or absence of stipules seem then quite obvious. When present the petiole is always narrow, semiterete, and tapered to the base. Where stipules are absent, the leaf is often sessile, and, wether or not, its base is always dilated and concave on the inner face, completely enclosing the bud up to a certain stage of its development." L. schließt: „This is the answer, the presence or absence of stipules is determined by practical considerations connected with the wants and requirements of the plants."

Auf die verschiedenartige schützende Funktion für den jungen Sproß haben schon frühere Autoren (Regel 1843, Hilburg 1878) hingewiesen.

Massart (1894) äußert sich über die Funktion der Nebenblätter folgendermaßen: „Ce (les stipules) sont les organes les plus efficaces dans la défense des feuilles. Aussi ces organes sont-ils le plus souvent transitoires: leur function est terminé et ils tombent dès que la feuille est adulte."

Auch Goebel (1898) und Henslow (1909) erwähnen die häufige Erscheinung, daß Knospen durch die Nebenblätter des Stützblattes oder durch aus Verwachsung der Nebenblätter hervorgegangene Gebilde geschützt werden. „Größe und Form der Nebenblätter hängen offenbar auf das engste mit ihrer Aufgabe, als Knospenschutz zu dienen, zusammen" (Goebel, p. 557) und es besteht — wie Henslow sich ausdrückt — der Hauptnutzen der Nebenblätter darin, falls sie nicht zur Assimilation dienen, die

junge Knospe in der Blattachsel zu schützen, vorzüglich dann, wenn der Blattgrund nicht verbreitert ist.[1])

Wir sehen also, daß außer den an der Knospenachse selbst stehenden Knospenschuppen noch der mehr oder weniger umgestaltete Blattgrund und schließlich auch die Achse an dem Schutze der Knospe beteiligt sein können. Im folgenden sind die einzelnen Typen dieses Schutzes nach den Angaben der Literatur, sowie nach eigenen Beobachtungen kurz zusammengefaßt.

Schon durch das natürliche Stellungsverhältnis an der Achse ist die Knospe in der Achsel des Laubblattes vor mechanischen Verletzungen bei allen Species mehr oder weniger gesichert; dies betrifft vorzüglich die jungen, selbst in der mechanischen Festigung noch nicht fertiggestellten Knospen, da der Blattgrund in der Regel vor Eintritt der ungünstigen Witterung mit dem Laubblatte abfällt. Der Blattgrund kann nun durch geeignete Umgestaltungen für diese Schutzleistung besonders eingerichtet sein. Wir hatten bereits oben auf die Häufigkeit des Knospenschutzes durch die Nebenblätter des Stützblattes hingewiesen. Als Beispiel hierfür sei *Artocarpus* erwähnt, bei welcher Species nach Potter die Knospen allein durch die Nebenblätter des Tragblattes geschützt werden. Potter konnte die Wichtigkeit dieses Schutzmittels dadurch nachweisen, daß er von derartigen Knospen die Stipeln entfernte und später die Blätter verkümmert fand. Wir hatten oben auch schon die für den Knospenschutz wichtigen, durch Verwachsung der Nebenblätter gebildeten Stipularscheiden bei den Umbelliferen und Ranunculaceen und Tuten bei den Polygonaceen erwähnt.

In vielen Fällen wird nun eine wirksame Schutzleistung durch die alleinige Ausgestaltung des Blattgrundes ohne Beteiligung von Nebenblättern erreicht, eine Tatsache, welche uns die schon gelegentlich der morphologischen Charakterisierung betonte, dem Blattgrunde als Organ zukommende Selbständigkeit bekräftigen kann. Für die zahlreichen hier obwaltenden Übergänge bietet die Gattung *Acer* ein gutes Beispiel. Pax (1885) hat in seiner Monographie dieser Gattung bereits darauf hingewiesen. Bei *Acer pseudoplatanus* schließen die letzten Blätter mit den Blattgründen die junge Endknospe dicht ein, jeder Blattgrund ist dabei — auch bei den Seitenknospen — mit Haaren und Drüsenzotten versehen; noch deutlicher ist dieser Abschluß der Endknospen bei *Acer campestre* und vorzüglich bei *Acer cissifolium*, wo der Blattgrund stark scheidenförmig ausgebildet und mit einem dichten Haarfilz versehen ist; bei dieser Species sind auch schon die Seitenknospen von dem Blattgrunde eingeschlossen, weit stärker ist dies allerdings der Fall bei *A. negundo* und *A. Sieboldianum*, bei welchem wir es schon mit intrapetiolaren Knospen zu tun haben; ehe wir auf diese näher eingehen, sei noch erwähnt, daß Percy Groom (1892) eine

[1]) Es sei hier noch auf 2 Arbeiten hingewiesen (Dostal 1909, Nordhausen 1910), welche über die zwischen Stützblatt und Axillarknospe bestehenden Korrelationsbeziehungen handeln.

Anzahl von Beispielen gibt *(Tabernaemontana, Clusia)*, in denen die durch gegenständige, ausgehöhlte und mit Drüsenzotten ausgestatteten Blattgründe erreichte Kammerbildung bei Endknospen besonders vollkommen ist; bei *Wormia* wird dasselbe sogar durch einen Blattgrund geleitet, dessen rechte und linke Hälfte, nach der Dorsalseite des Blattes umgebogen, eine zylindrische Kammer bilden, in der die jungen Blätter, mit Sekret umgeben, verborgen sind.

Bei *Sophora japonica* ist der Blattgrund nur wenig ausgehöhlt, dabei polsterartig angeschwollen und dicht der Achse anliegend, so die junge Knospe fast ganz bedeckend. Diese Species bildet einen Übergang zu den typischen Intrapetiolarknospen. Bei diesen (z. B. *Rhus typhina, Cladratis tinctoria* und anderen) gelangt die Kammerbildung in stärkstem Maße zur Ausbildung und wird stets von einem einzigen Blattgrunde geleistet. Die die Knospe einschließende Höhle besitzt immer nur eine sehr kleine, oft mit bloßem Auge kaum erkennbare, in dem spitzen Winkel zwischen Blattgrund und Achse gelegene Öffnung; früher oder später wächst die junge Knospe daraus hervor; bei *Vitis riparia* sah ich die Knospe schon früh herauswachsen, sie bleibt dann noch von den trockenhäutigen Nebenblättern des Tragblattes bedeckt. Zuweilen *(Platanus, Aristolochia)* bleiben die Knospen bis zum Laubfall in der Kammer eingeschlossen. In vielen Fällen wird die Schutzwirkung noch dadurch verstärkt, daß nicht nur die Blätter der Knospe, sondern auch die Wandungen der Höhle reichlich mit Haaren *(Platanus, Cladrastis)* und außerdem noch mit Drüsenzotten *(Rhus)* versehen sind.

Besonders wichtig und wirksam sind derartige Ausgestaltungen des Tragblattes dann, wenn das Laubblatt oder die für den Knospenschutz in Betracht kommenden Teile desselben auch während der ungünstigen Jahreszeit erhalten bleiben. Nach meinen Beobachtungen bleibt bei *Tamarix*-Arten das ganze schuppenförmige Laubblatt im Winter erhalten, metakutisiert später teilweise und bedeckt schildförmig die junge Knospe; zwischen dem Laubblattgrunde und der Achse bildet sich später ein Korkgewebe aus. In vielen Fällen bleibt jedoch nur der Blattgrund erhalten, indem sich beim Laubblattfall die Trennungszone zwischen Blattgrund und Blattstiel ausbildet. Der Blattgrund wirkt in solchen Fällen ähnlich wie die Knospenschuppen (Artikulartegment). Beispiele für derartige Artikularknospen sind *Lonicera coerulea, L. ciliata, Cytisus alpinus* u. a. Zuweilen erfährt nun der stehenbleibende Blattgrund noch anatomische, seine Schutzleistung verstärkende Veränderungen. Er kann nämlich — und zwar ist dies vorzüglich der Fall bei unterirdischen Knospen (Polygoneen) — metadermisieren und dadurch lange den zersetzenden Einflüssen des Bodens standhalten, oder er metakutisiert teilweise *(Smilax*-Arten).

Auch bei intrapetiolaren Knospen kann der Blattgrund nach dem Laubfalle noch stehen bleiben *(Periploca graeca)*.

Ehe wir die intraachsialen Knospen besprechen, sei darauf hingewiesen, daß es Knospen gibt *(Actinidia, Ptelea)*, welche be-

züglich ihres Lageverhältnisses zu Achse und Blattgrund Übergänge darstellen von intrapetiolaren zu intraachsialen Knospen. In diesen Fällen liegt nämlich die Knospenhöhle im innersten Winkel zwischen Blattgrund und Achse und wird von beiden begrenzt. Bei den typischen intraachsialen Knospen ist die Knospe in die Achse selbst eingesenkt und der Blattgrund hat mit der Bildung der Höhle nichts mehr zu tun, so bei *Gymnocladus canadensis* und *Catalpa bignoioides;* bei beiden Species ist der Vegetationspunkt der Knospen gleichsam eingestülpt, d. h. die Insertionsstellen der Blätter sind um so weiter nach außen zu und oberhalb des Vegetationspunktes an den seitlichen Wandungen der Höhle gelegen, je älter die Blätter sind. Der Vegetationspunkt selbst liegt infolgedessen am weitesten von der Öffnung der Höhle entfernt, an ihrer Hinterwand. Die Öffnung der Höhle ist nicht so klein wie bei den intrapetiolaren Knospen, ist aber fast völlig verschlossen durch die ersten Blätter der Knospe, welche mit den darunter liegenden Blättern abwechselnd, von den verschiedenen Wandseiten der Höhle her übereinandergreifend, immer die nächstjüngeren Blätter bedecken. Bei *Gymnocladus* sind vorzüglich die am weitesten nach außen zu gelegenen Blätter beiderseits reichlich behaart; auch die elliptische Öffnung der Höhle ist am Rande mit zahlreichen, nach dem Mittelpunkt der Öffnung zu gerichteten, langen, dicken, ziemlich dünnwandigen Haaren versehen. Bei *Catalpa* finden sich auf den Blättern sowie auf dem Rande der Öffnung zahlreiche Drüsenhaare.

Die angeführten typischen Fälle des Knospenschutzes, die der Übersichtlichkeit halber nicht durch Aufzählung aller bisher untersuchten Species besonders bekräftigt wurden (vergl. dafür die Arbeiten von Feist, Potter, Groom, Schneider, Henslow), zeigen die verschiedenartigen Mittel, durch die dasselbe Ziel, nämlich der Knospe den erforderlichen Schutz zu gewähren, erreicht wird. Wir finden, wenn wir die verschiedenen Beispiele überschauen, außer einer der Ausbildung von Knospenschuppen mehr oder weniger ähnlichen mechanischen Wirkungsweise, in der Metadermisierung, in der Metakutisierung und vorzüglich in dem häufigen Vorkommen von Haaren und Drüsenzotten ähnliche anatomische Ausbildungen, wie wir sie auch für die Knospenschuppen zu verzeichnen hatten.

Wir wollen im folgenden an Hand eines Beispiels eine ausführlichere Untersuchung des in diesem Abschnitt über die Artikularknospen Gesagten geben.

14. Typus. *Smilax hispida.*

Die *Smilax*-Arten bieten ein vorzügliches Beispiel für Artikularknospen. Es wurde die unter dem Speciesnamen *S. hispida* aus Hann.-Münden bezogene Form genauer untersucht. Die Knospe wird im Sommer, solange sie noch nicht ausgewachsen ist, ganz von der scheidigen Ausbildung des Laubblattgrundes eingeschlossen. Das Laubblatt trennt sich später oberhalb des Blattgrundes ab,

so daß letztere sowie die beiden seitlich etwas oberhalb der Scheide inserierten Ranken stehen bleiben.

Die Knospe besitzt 10—11 Blätter. Die Schuppen entsprechen morphologisch dem Blattgrunde. Die bei den Schuppen gehemmte Zone der Lamina und Ranken nimmt einen so geringen Anteil an ihrem Aufbau, daß wir von echten Blattgrundschuppen sprechen können, zumal da wir es bei den Ranken nach den neueren Untersuchungen nicht mit Stipulargebilden zu tun haben; es handelt sich vielmehr um morphologisch selbständige Organe (Neubildungen nach Goebel), welche wir mit Herrn Prof. Meyer zu den Nebenorganen rechnen wollen, da es keine umgestalteten Hauptorgane sind.[1])

Der Übergang von den Knospenschuppen zu den Laubblättern ist sowohl in äußerlich morphologischer, wie in anatomischer Beziehung ein sehr allmählicher. Nur die beiden ersten Blätter sind echte Schuppen, während das 3. Blatt häufig schon zu einem Laubblatte wird. Die Schuppen sind tütenförmig aufgerollt, die äußerste ist sogar mit ihren Rändern teilweise verwachsen, wodurch die Knospe ein spitzes Aussehen erhält. Erst im Laufe des Winters bricht die Knospe aus der schützenden Scheide des Stützblattes hervor. Die Blattstellung ist $^1/_2$, infolgedessen umschließt jedes Blatt der Knospe immer das nächstfolgende. An den Schuppen wie auch an den jungen Laubblättern gelangen keinerlei Haare zur Ausbildung. Der Blattgrund des Stützblattes ist nicht nur seiner Stellung und Form nach zu einem ausgezeichneten Schutzorgan der Knospe ausgebildet, sondern übernimmt auch auf Grund seiner anatomischen Struktur, wie wir jetzt sehen wollen, direkt die Funktion eines Knospenschutz-Organes.

Anatomie der Artikularschuppe. Wie ein Querschnitt zeigt, ist die Artikularschuppe in ihrem ganzen Gewebe abgestorben und teilweise desorganisiert. Die unterseitige Epidermis ist gewöhnlich vom Mesophyll abgehoben und ihre Zellen sind zerquetscht, nur die verdickten und kutisierten Tangentialaußenwände ziehen nebst der Kutikula zusammenhängend über das übrige Gewebe hinweg. Der zwischen der losgelösten Epidermis und dem Mesophyll vorhandene Zwischenraum ist mit zahlreichen Pilzsporen und -Hyphen angefüllt. Nur wenige Parenchymzellen der äußersten Lagen, die nicht besonders geschützt sind und deren Membranen nur aus Kohlehydratlamellen bestehen, sind einer Zerstörung preisgegeben, das ganze übrige Gewebe — und zwar ist dies der größte Teil des Querschnittes — ist durch geeignete Veränderung der Zellmembranen dauerhaft.

Was zunächst die mechanische Festigung anlangt, so sehen wir die zahlreichen, den Blattgrund durchziehenden Leitbündel je von 4—5 Zellen hohen, starken, geschlossenen Sklerenchymringen umgeben. Die Sklerenchymzellen sind stark verdickt, ohne Inter-

[1]) Vergl. hierüber Goebel (Organographie, p. 432) und Velenovsky (1907. II. p. 453), ferner Colomb (anatomische Charakterisierung der Nebenblattorgane).

zellularen und mit zahlreichen geraden, feinen Tüpfelkanälen versehen.

Das Mesophyll der Artikularschuppe besteht aus relativ weitlumigen parenchymatischen Zellen mit nicht sehr stark verdickten Membranen. Zahlreiche Mesophyllzellen, vor allem die zwischen den Leitbündeln liegenden und diese seitlich miteinander verbindenden, sind in ihren Membranen mehr oder weniger stark verholzt, wie die intensive Färbung mit Phloroglucin-Salzsäure anzeigt. Ferner ist das ganze Gewebe (abgesehen von den wenigen oben erwähnten unveränderten Parenchymzellen) kutisiert. Nach Behandlung mit Eau de Javelle färbt Sudan die Membranen rosarot, Chlorzinkjod gelb; nach Behandlung mit Kalilauge färbt Chlorzinkjod blau. Im Mesophyll finden sich zerstreut zahlreiche, weitlumige Zellen, welche große Raphiden von oxalsaurem Kalk führen. Die Mesophyllzellen besitzen zahlreiche, runde bis elliptische, sehr kleine Tüpfel.

Besondere Erwähnung verdienen die oberseitigen Epidermiszellen und die ihnen benachbarten 3 oder mehr Reihen von Mesophyllzellen, bei welchen die gemeinsame Primärmembran stark verholzt ist. Diese Mesophyllzellen schließen untereinander und an die Epidermis interzellularraumfrei an. Die gemeinsamen Primärmembranen sind außerdem ziemlich stark kutisiert, und infolgedessen lange haltbar in konzentrierter Schwefelsäure. Alle diese Zellen sind schließlich noch metakutisiert, und zwar besitzen sie eine außerordentlich dünne (0,5 μ) Suberinlamelle, welche über den verholzten und kutisierten Lamellen der Primärmembran abschließend verläuft. Der Suberinlamelle sind dann noch Kohlehydratlamellen aufgelagert, welche eine beträchtliche Dicke erreichen können. Auch diese Folgelamellen halten sich gut in konzentrierter Schwefelsäure, selbst beim Erhitzen, erst beim Kochen verquellen sie schnell, während sich gleichzeitig die Suberinlamelle wellig von der Primärmembran abhebt. Die Folgelamellen färben sich mit Chlorzinkjod gelbgrün, nach Behandlung mit Kalilauge dagegen sofort blau. In Chromsäure werden zuerst die Folgelamellen zerstört, alsdann die Primärmembranen, während die Suberinlamellen deutlich hervortretend relativ lange erhalten bleiben. Wir haben es hier also mit einer recht komplizierten, mikrochemisch erkennbaren Struktur zu tun, welche für den Schutz der vollständig in der Artikularschuppe verborgenen Knospe von Bedeutung ist. Die Artikularschuppe übernimmt die Aufgabe des Schutzes fast vollständig allein. Das zeigt uns die Anatomie der Knospenschuppen. Diese zeigen in ihrer histologischen Struktur kaum eine für eine Schutzleistung typische Umgestaltung.

Anatomie der Schuppen. Die erste Schuppe besitzt etwa 15—17 Mesophyllzellschichten. Die Mesophyllzellen haben ein rundes, aber engeres Lumen als die entsprechenden Zellen der Artikularschuppe und sind auch weniger stark verdickt, als jene; sie sind reich netzartig getüpfelt. Die Zellen der unterseitigen Epidermis sind wenig höher als breit und von einer ziemlich dicken, gewellten Kutikula bedeckt; diejenigen der oberseitigen Epidermis sind etwa

doppelt so breit wie hoch und von einer dünnen Kutikula überzogen. Das ganze Gewebe zeigt — abgesehen von den Tracheen — weder Holz- noch Suberinreaktion. Die Membranen der Mesophyllzellen, besonders der peripheren Schichten, glänzen wenig gelblich und erweisen sich als schwach metadermisiert. Es treten auch hier zahlreiche, weitlumige, Raphiden führende Zellen auf. Die Leitbündel sind stark reduziert, in den größten finden sich etwa 7 Tracheen. Die Sklerenchymzellen sind in ihrer Ausbildung ebenfalls im Vergleich zur Artikularschuppe bedeutend zurückgeblieben, und auf eine schmale, nicht mehr ringförmig geschlossene, sondern lediglich nach der Unterseite zu gerichtete, etwa 2 Zellen hohe Zone beschränkt. Bei der 2. Schuppe sind die Mesophyllzellen, die in 10—12 Reihen vorhanden sind, noch kleinlumiger und reich mit Plasma erfüllt. Die unterseitigen Epidermiszellen sind etwa doppelt so hoch wie breit und von einer dünnen Kutikula bedeckt. Das Gewebe ist nicht mehr gegen Schwefelsäure haltbar. Die Leitbündel sind in ihrer Anlage weniger stark reduziert, es sind etwa 12 Tracheen ausgebildet, während das übrige Leitbündelgewebe noch mehr oder weniger meristematisch ist.

Das 3. Blatt ist in allen Teilen zarter als das 2., zeigt aber sonst genau dieselben Verhältnisse. Bei den noch weiter nach innen zu folgenden Blättern finden wir in sehr allmählicher Stufenfolge alle Übergänge bis zum vollständig meristematischen Gewebe.

Während das 3. Blatt beim Austreiben der Knospe häufig eine Übergangsform von Schuppe zu Laubblatt bildet, ist das 4. Blatt der Knospe bereits ein später zur vollständigen Entwicklung gelangendes Laubblatt. Ein Querschnitt durch seinen basalen Teil enthält 10 Mesophyllzellreihen. Die Epidermiszellen sind relativ weitlumig und von einer dünnen Kutikula bedeckt. Die Epidermiszellen der Unterseite sind höher als breit und schließen an die erste Mesophyllzellschicht fast interzellularraumfrei an, diejenigen der Oberseite sind schwach nach außen vorgewölbt. In den Leitbündeln sind 5 Primärtracheen entwickelt. Sklerenchym ist, wie auch schon beim 3. Blatte, nicht ausgebildet.

Bei dem Blattgrunde des ausgewachsenen Laubblattes beginnt schon im Laufe des Juli die Veränderung des Gewebes sich zu vollziehen. Bei einigen Blättern fand ich die Zellen zu der Zeit noch durchweg lebend und unverholzt, die Membranen der der oberseitigen Epidermis benachbarten Zellen betrugen 2,5 bis 3 μ, während sie im Winterzustande 8 bis 9 μ Dicke erreichen, bei anderen Blättern dagegen war der Winterzustand schon teilweise erreicht. Das Absterben des Gewebes beginnt in der oberseitigen Epidermis und in den Nachbarzellen, gleichzeitig beginnt die Verholzung der zwischen den Leitbündeln und an den seitlichen Rändern des Blattgrundes gelegenen Mesophyllzellen.

Die unterseitigen Epidermiszellen des Blattgrundes sind ebenso hoch wie breit; die äußeren Tangentialwände sind 7,5 μ dick und die Verdickungen kutisiert, die Radialwände sind keilförmig verdickt.

Smilax cordata-ovata zeigt genau dieselben Verhältnisse, vorzüglich starkes Sklerenchym und Metakutisierung der Oberseite der Artikularschuppe.

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse der anatomischen Einzeluntersuchungen.

Wir wollen im Folgenden die Ergebnisse der in Kapitel V geschilderten anatomischen Einzeluntersuchungen kurz zusammenfassen. Aus den Untersuchungen geht mit großer Deutlichkeit hervor, daß die Knospenschuppen „laubblattähnliche" Organe sind, nicht nur in bezug auf den Ort ihrer Entstehung, sondern auch in bezug auf ihre Entwicklungsgeschichte und ihre definitive Ausgestaltung. Das Hauptergebnis der vergleichenden Untersuchung läßt sich folgendermaßen zusammenfassen:

Die älteste, äußerste Laubblattanlage der Winterknospe zeigt sich morphologisch und anatomisch fast vollkommen gleich gebaut wie die auf sie nach außen zu folgende jüngste Knospenschuppe, so daß man also berechtigt wäre, diese innersten Knospenschuppen als einfache „Hemmungsbildungen des Laubblattes" zu bezeichnen. Untersuchen wir aber die weiter nach außen zu folgenden Knospenschuppen und vergleichen wir sie mit den ungefähr entsprechenden Entwicklungsstadien der Laubblätter, so finden wir, daß diese Knospenschuppen nicht mehr reine Hemmungsbildungen genannt werden dürfen, da sich bei ihrer Entwicklung Vorgänge einstellen, welche von den Entwicklungsvorgängen der Laubblätter verschiedenartig sind; diese äußeren Knospenschuppen sind also wohl auch laubblattähnliche, aber von den Laubblättern doch „divergent entwickelte" Organe.

Der fast reine Hemmungscharakter der innersten Schuppen zeigt sich nicht allein in der gleichartigen quantitativen Ausbildung des Mesophylls und der Leitbündel, sondern auch in der bei allen Typen gefundenen mehr oder weniger weitgehend übereinstimmenden qualitativen Ausgestaltung der Gewebe bei diesen Schuppen und bei den in der Knospe auf sie folgenden ersten Laubblättern; dies bezieht sich z. B. auf die gleichartige Form und Größe, wie mikrochemische Struktur der Epidermiszellen, der Mesophyllzellen, die Größe und Verteilung der Interzellularen usw. Die äußeren Knospenschuppen sind auf einem noch früheren Entwicklungsstadium gehemmt als die inneren und haben nachher eine in quantitativer und vorzüglich qualitativer Beziehung stärkere Andersentwicklung erfahren. (Auf diesen beiden für die inneren und äußeren Schuppen verschiedenartigen Tatsachen beruhen die auf S. 20 erwähnten verschiedenartigen Aussagen von Wiesner und Droit.)

Die Andersentwicklung der äußeren Knospenschuppen erfolgt nach verschiedenen morphologischen Typen. Es hat sich bei der anatomischen Untersuchung weiter ergeben, daß sich innerhalb der von mir ausführlich untersuchten 3 morphologischen Gruppen von Knospenschuppen in qualitativer Beziehung ähnliche anatomische

Typen finden, wie aus Tabelle I auf S. 28 ersichtlich. Die einzelnen Typen unterscheiden sich voneinander durch das Vorhandensein oder Fehlen von: Periderm, Metakutis, Metaderm, Schleimzellen, Parenchym, Kollenchym, Drüsenzotten, Sklerenchym. Manche von diesen, die Knospenschuppen charakterisierenden Merkmalen sind in vielen Fällen ihnen nicht allein eigentümlich, sondern es sind Merkmale, die wir in mehr oder weniger stark ausgeprägtem Maße auch bei den Laubblättern vorfinden. Dies gilt in erster Linie von den Drüsenzotten, die ja, wie wir schon sahen, gewöhnlich auch auf den Laubblättern, ja zuweilen sogar in größerer Anzahl auf den jungen, in der Knospe eingeschlossenen Laubblättern, als auf den Knospenschuppen derselben Species vorhanden sein können. Ferner sahen wir die für die Knospenschuppen der *Crataegus*-Species so charakteristischen Schleimzellen mit einseitig eingelagerten Schleimlamellen und mit diesen abwechselnden Zelluloselamellen auch in den Laubblättern, allerdings auf die Epidermen beschränkt, auftreten. Bei den Polygoneen sahen wir in gleicher Weise, wie bei den Knospenschuppen bei den nach der Vegetationsperiode stehenbleibenden Laubblattgründen starke Metadermisierung des Gewebes eintreten. In noch weitgehenderem Maße stimmen natürlich die kollenchymatischen und sklerenchymatischen, also die qualitativ nur wenig veränderten Knospenschuppen in anatomischer Beziehung mit denjenigen Teilen des Laubblattes, denen sie morphologisch entsprechen, überein.

Bezüglich der qualitativen Ausstattung der (äußeren) Knospenschuppen sei zuletzt noch einmal hervorgehoben, daß die Verteilung der mit Suberinlamellen versehenen Gewebe an Knospenschuppen gewöhnlich derart ist, daß um das Knospeninnere eine einfache oder mehrfache geschlossene Hülle verkorkter Zellen gebildet wird; ein besonders günstiger Abschluß kommt dann zustande, wenn der Randsaum der Knospenschuppen metakutisiert *(Syringa Liquidambar)* oder metadermisiert *(Evonymus)* ist und infolge der doppelten Krümmung der Schuppen fest gegen die nach innen zu folgenden Blätter gepreßt wird. Die an den Knospenschuppen vorkommende tote Metakutis bildet ein physiologisches Zwischenglied zwischen Kork und Metakutis. Häufig findet in der Nähe eines Periderms Metakutisierung des angrenzenden Gewebes statt, andererseits auch vor der Metakutisierung Kammerung der betreffenden Zellen durch parallele Scheidewände.

Bezüglich der quantitativen Ausbildung der Knospenschuppen und Laubblätter hatten wir schon oben erwähnt, daß diese eine bei beiden Organen umso übereinstimmendere ist, je näher sie an der Knospenachse zusammenstehen: die vorzüglich für die ältesten Schuppen und die Laubblätter gekennzeichnete Divergenz wird durch die Weiterentwicklung der Laubblätter noch verstärkt.

Die beiden folgenden Tabellen sollen noch einmal in vergleichender Übersicht zur Anschauung bringen, in welcher Weise einerseits die Entwicklung des Mesophylls bezüglich der durchschnittlichen Anzahl seiner Zellreihen, andererseits die Entwicklung der Tracheen in den Leitbündeln bei den äußersten und innersten

Tabelle II. Durchschnittliche Anzahl der Mesophyllzellschichten.

Species	Äußerste Schuppe	Innerste Schuppe	Junges Laubblatt aus der Knospe	Ausgewachsenes Laubblatt	
1. *Evonymus latifolius*	15—17	5	5	30 (M.n.)[1]) 6 (Lam.)[2])	I. Gruppe
2. *Dictamnus albus*	9	10—11	10—11	10—11 (Lam.)	I. Gruppe
3. *Syringa Josikaea*	30	9—14	9—14	30—35 (M.n.) 8—9 (Lam.)	I. Gruppe
4. *Lonicera alpigena*	4 basal: 10—12	11	11—12	33 (Blttgd.)[3]) 6 (Spreite)	I. Gruppe
5. *Fraxinus excelsior*	$>$ 20[4])	16	16	55—60	II. Gruppe
6. *Aesculus flava*	15 + 14 Korkzellen	17	20	45—50	II. Gruppe
7. *Viburnum dentatum*	12	9—10	9—12	12	II. Gruppe
8. *Crataegus Crus Galli*	15	5—9	5—9 (Spreite) 15 (Blttgd.)	25—30 (Blttgd.)	III. Gruppe
9. *Liquidambar styraciflua*	22—25	12—15	15—20	40—50	III. Gruppe
10. *Rhamnus cathartica*	8—10	8	8 (Nebenblatt) 11-13 (Blttgd.)	40	III. Gruppe

[1]) M.n. = Mittelnervregion. [2]) Lam. = Lamina. [3]) Blttgd. = Blattgrund. [4]) $>$ = mehr als, $<$ = weniger als.

Tabelle III. Durchschnittliche Anzahl der Tracheen.

1. *Evonymus latifolius*	$>$ 15	15	8—10	x · 8	I. Gruppe
2. *Dictamnus albus*	8—10	7—9	6—7	x · 6	I. Gruppe
3. *Syringa Josikaea*	10—15	50	40	x · 10	I. Gruppe
4. *Lonicera alpigena*	—	10	9—12	x · 10	I. Gruppe
5. *Fraxinus excelsior*	$<$ 10 · 6	$<$ 20 · 6	$<$ 20 · 6	35 · 10	II. Gruppe
6. *Aesculus flava*	3—4	Stränge von 3—5 Tr.	Stränge von 3—5 Tr.	x · 10	II. Gruppe
7. *Viburnum dentatum*	50	20	25—30	x · 12	II. Gruppe
8. *Crataegus Crus Galli*	22	35	$<$ 22	200 (Blttgd.)	III. Gruppe
9. *Liquidambar styraciflua*	Stränge von 1—10 Tr.	Stränge von 1—3 Tr.	Stränge von 1—3 Tr.	16 · 7	III. Gruppe
10. *Rhamnus cathartica*	—	kleine Platten	x · 7	x · 15	III. Gruppe
11. *Prunus padus*	—	30	30	x · 12	III. Gruppe

x · 10 u. s w. bedeutet, daß in dem betreffenden Leitbündel die Tracheen in einer größeren Anzahl von Platten oder Strängen zu durchschnittlich je 10 Tracheen entwickelt sind.

Schuppen, sowie bei den jungen, ersten, in der Knospe eingeschlossenen und bei dem ausgewachsenen Laubblatte zur Ausbildung gelangen. Die Zahlen sind Mittelwerte und beziehen sich auf Querschnitte aus der mittleren Höhe des betreffenden Blattes, bezw. Blattabschnittes, soweit nicht besonders andere Angaben gemacht sind. Die Tracheenzahl bezieht sich sowohl bei den Schuppen, wie bei den Laubblättern auf die Verhältnisse des Leitbündels des Mittelnerven.

Aus Tabelle II geht mit großer Deutlichkeit hervor, daß die Anzahl der Mesophyllzellschichten, d. h. die quantitative Entwicklung des Mesophylls bei den innersten Schuppen und bei den äußersten Laubblättern der Winterknospen völlig übereinstimmt. Bei den äußeren Knospenschuppen aller, vorzüglich denjenigen der II. und III. morphologischen Gruppe findet eine stärkere Ausbildung des Mesophylls als bei den inneren Schuppen statt; bei *Evonymus* und *Syringa* entsprechen die äußersten Schuppen, wie auch aus den Zahlen hervorgeht, hauptsächlich der Mittelnervregion des Laubblattes, während diese Schuppen bei *Dictamnus* und *Lonicera* mehr dem übrigen weniger stark entwickelten Spreitenteile entsprechen. Bei *Crataegus* stimmt die Anzahl der Mesophyllzellschichten bei den innersten Schuppen mit denen der jungen Laubblattspreite überein, während die äußersten Schuppen, welche typische Blattgrundschuppen sind, in quantitativer Beziehung mit dem jungen Laubblattgrunde übereinstimmen. Die innersten, fast allein den Nebenblättern entsprechenden Knospenschuppen von *Rhamnus* zeigen auch in anatomischer Beziehung eine mit den Nebenblättern des ersten jungen Laubblattes völlig übereinstimmende quantitative Ausbildung; die äußersten Schuppen von *Rhamnus* haben nur eine sehr geringe Weiterentwicklung erfahren. Für die Weiterentwicklung des Laubblattes ist in fast allen Fällen charakteristisch eine starke Förderung des Mesophylls des Blattgrundes sowohl, wie auch der Mittelnervregion der Blattspreite.

Aus Tabelle III erkennt man in ähnlicher Weise eine fast bei allen Species deutliche Übereinstimmung der durchschnittlich zur Entwicklung gelangten Tracheenzahl, bei den innersten Schuppen einerseits und bei den ersten jungen Laubblättern andererseits. Übrigens verhält sich auch die Größe der einzelnen Tracheen auf dem Querschnitte in beiden Fällen gleich. Bei den nach außen zu folgenden Knospenschuppen sind die Leitbündel nicht nur in allen Fällen bezüglich ihrer Verzweigung, sondern in den meisten Fällen auch in ihrem anatomischen Aufbau stärker reduziert, als bei den inneren Schuppen. Nur *Viburnum dentatum* macht hiervon eine Ausnahme. Bei dieser Species sind die Tracheen in den äußersten fleischigen Schuppen in bedeutend größerer Anzahl entwickelt, als bei den inneren Schuppen. Die Reduktion der Leitbündel betrifft den Siebteil gewöhnlich in noch stärkerem Maße als den Tracheenteil; nur bei *Aesculus*-Arten sind in den Knospenschuppen zahlreiche weitlumige Siebröhren vorhanden. Bei der Weiterentwicklung der Laubblätter spielt die Weiterdifferenzierung der Leitbündel stets eine wesentliche Rolle.

Die flächenförmige Ausbildung der Knospenschuppen hat zuweilen eine, den Laubblättern gegenüber andersartige und kompliziertere Ausbildung des Leitbündelverlaufs zur Folge *(Viburnum, Fraxinus, Aesculus)*.

VIII. Namenverzeichnis der im Text besprochenen Pflanzen.

(Die Ziffern bedeuten die Seitenzahlen.)

Abies 13
Acacia 16
Acer pseudoplatanus 14, 22, 23, 28, 52, 89
A. campestre 28, 65, 89
A. cissifolium 89
A. macrophylla 28, 65
A. negundo 89
A. Sieboldianum 89
Aconitum Napellus 26
Actinidia 90
Actinodaphne 15
Adonis vernalis 14, 28, 52
Adoxa 14
Aesculus 9, 14, 21, 23, 98, 99
Aesculus flava 27, 28, 54, 97
A. glabra 60
A. Hippocastanum 24, 28, 59
A. parviflora 11, 60
Ailanthus glandulosa 28, 59, 60
Allium 9
Alnus 14, 21
Anaphalis margaritacea 13, 14, 28, 33
Anemone 14
Aristolochia 90
Artocarpus 16, 89
Asclepias 21
Azalea 13, 14, 21, 23, 28
Berberis aquifolium 14, 16, 28
Betula 9, 14, 24
Buxus sempervirens 16
Calluna 9
Caltha palustris 13, 14
Camellia 13, 28
Caragana arborescens 13, 14, 28, 81, 82
Carpinus 9, 14, 21
Castanea 14
Catalpa 91
Chamaedorea gracilis 73
Chenopodium bonus Henricus 13, 14, 28, 36, 65
Chilocarpus 15
Chrysosplenium 14
Circaea 13
Cladrastis 90
Clusia 90
Coffea 21
Colletia crenata 14, 28, 27
Cornus 13
Corylus 9, 14, 21, 24
Cunonia 21
Crataegus 13, 14, 27, 28, 68, 69, 72, 96, 98
C. coccinea 28, 68, 69
C. Crus Galli 28, 66, 97
C. nigra 28, 68, 72
C. oxyacantha 28, 72
Cytisus alpinus 14, 28, 90
C. biflorus 14, 28, 52
Cycas 14
Daphne mezereum 13, 28, 41
Datura 21
Dentaria 14
Dictamnus 14, 25, 26, 28, 33, 63, 97, 98
Diervilla florida 14, 28, 41
Erigeron 27
Euphorbia Esula 14, 27, 28, 33, 49
Evonymus 14, 37, 96, 98
E. europaeus 33
E. latifolius 28, 29, 97
E. verrucosus 33
Fagus 9, 14
Forsythia 13, 14, 21, 28, 41
Fraxinus excelsior 11, 28, 49, 97, 99
Geranium 21
Ginkgo 14
Glycosia 17
Glycerrhiza echinata 14, 25, 28, 77, 81
Gratiola 14
Gymnocladus canadensis 91
Hakea ruscifolia 16
Hallesia 14
Helianthus 21
Hieracium 14, 28, 52
Hydrangea 13, 14
Hypericum calycinum 14, 28, 49

Ilex aquifolium 16
Indigofera 14, 28
Inula 21
Isoëtes 14
Juglans 14, 23, 28
Juglans cinerea 16, 28
J. regia 52
Kerria japonica 14, 24, 28, 81
Labiaten 23
Lactaria 15
Leea Sundaica 15
Ligustrum 13, 14, 28, 41
Lilium 9
Litsaea 15
Liquidambar styraciflua 14, 26, 27, 28, 72, 96, 97
Lonicera 14, 21, 98
L. alpigena 14, 28, 41, 97
L. ciliata 90
L. coerulea 23, 46, 90
L. periclymenum 46
Loranthus 69
Lycopus 14
Magnoliaceen 87
Mahonia 14
Melalenca uncinata 16
Mentha 14
Morus 14
Nerium 73
Nicotiana 21
Ononis spinosa 60
Osmanthus aquifolium 16
Ostrya 14, 21
Pelargonium 21, 60
Petasites 14, 28, 52, 66
Picea 11, 19
Pinus cembra 14, 19
Pirus 14, 21, 28
P. Aria 60
P. coronaria 77
P. malus 77
P. torminalis 77
Platanus 21, 90
Polygonaceen 23, 28, 87, 89, 90, 96
Polygonum 14, 21, 27
Populus 14
Prunus 14, 21, 24, 26
P. laurocerasus 16
P. padus 11, 14, 26, 27, 28, 47, 82, 97
Ptelea 16, 90
Pterocarya caucasica 16, 17
Quercus 14
Ranunculus 17
Rhamnus 14, 27, 98
R. cathartica 28, 77, 97
R. frangula 16, 81
R. saxatilis 28, 81
Rheum 14, 21, 24, 27
Rhododendron 14
Rhodotypos kerrioides 14, 28, 59, 60
Rhus glabra 16, 21
Ribes 14, 21, 22, 24
Ribes sanguineum 24, 28, 52
Rosa 9, 14, 21, 28, 81
Rubiaceen 22
Rubus 14, 23
R. hirtus 28, 52
Rumex 14, 21, 27
Salvia 21
Sambucus 14, 21
S. nigra 24
S. Ebulus 24, 28
S. racemosa 24, 28, 52
Saxifraga 14
Scrophularia nodosa 14, 28, 49
Smilax 13, 14, 26, 90
S. cordata-ovata 95
S. hispida 91
Sophora japonica 16, 90
Sparganium 17
Stachys alpina 14, 28, 52
S. palustris 14
Strutiopteris 14
Stuatia pentagyna 14, 48
S. pseudocamellia 14, 27, 28, 41, 46
Symphoricarpus racemosus 14, 28
Syringa 9, 13, 14, 21, 23, 96, 98
S. Josikaea 28, 36, 60, 97
S. persica 36, 41
S. vulgaris 28, 41
Tabernaemontana 15, 90
Tamarix 90
Taxus 14
Tilia 14, 69
Tulipa 27
Ulmus 14, 17
Umbelliferen 87, 89
Valeriana 14
Veratrum album 26
Veronica austriaca 14, 28, 33

Viburnum 14, 21, 26, 37, 98, 99
V. dentatum 14, 16, 28, 60, 97
V. lantana 16
V. Opulus 28
Viola 21
Viscum 69
Vitis riparia 90
Wistaria 13
Wormia ochreata 15, 90
Xanthoceras sorbifolia 14, 28, 59, 60

IX. Literaturübersicht.

1. Adlerz, E., Bidrag till Knopfjällens anatomi hos träd och buskartade växter. Diss. Stockholm 1881.
2. Arechoug,* Växtanat. undersökningar II. Om den ime byggnaden i de trädartade växtan. Knoppfjäll. Färedrag i Fysiegrafiska. 1871.
3. Bäsecke, P., Beiträge zur Kenntnis der physiol. Scheiden der Filicinen-Achsen und -Wedel sowie über den Ersatz des Korkes bei den Filicinen. Diss. Marburg 1908.
4. de Bary, A., Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
5. Behrens, J., Über einige ätherisches Öl secernierende Hautdrüsen. (Ber. d. d. bot. Ges. 4. 1886.)
6. Benjamin, L., Über intrapetiolare Knospenbildung. (Bot. Ztg. 1852.)
7. Bischoff, G. W., Lehrbuch der Botanik. (Allgem. Bot. Bd. I. 1834.)
8. Büsgen, Bau und Leben unserer Waldbäume. 1897.
9. Cadura, R., Physiolog. Anatomie der Knospendecken dicotyler Laubbäume. Diss. Breslau 1886.
10. de Candolle, A. P., Vorlesungen über Botanik. Stuttgart 1828.
11. de Candolle, M. C., Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotyledones. Genève 1879. (Referat bot. Ztg. 1880. p. 308.)
12. Colomb, G., Recherches sur les stipules. (Ann. sc. 7. Sér. Bot. T. VI. 1887.)
13. Deinega, V., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel. (Flora. 1898.)
14. Diels, L., Die Pflanzenwelt von Westaustralien. Leipzig 1906.
15. Dippel, L., Das Mikroskop. II. Teil. Braunschweig 1898.
16. Dostál, R., Die Korrelationsbeziehungen zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe. (Ber. d. d. bot. Ges. 1909.)
17. Droit, L. G., Structure et fonctions de quelques organes de protection chez les végétaux. Thèse. Lille 1908.
18. Duchartre, Eléments de botanique. 12. Aufl. 1876.
19. Eichler, W., Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. Diss. Marburg 1861.
20. Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. Leipzig 1889.
21. Feist, Schutzeinrichtungen der Laubknospen. (Nova Acta. Bd. 51. 5. 1887.)
22. Frank, A. B., Anatom. Bedeutung und Entstehung der vegetabilischen Schleime. (Pringsh. Jahrb. V. 1865.)
23. Frank, A. B., Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Leipzig 1868.
24. Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. (Bot. Ztg. 1880. p. 753 ff.)
25. — Entwicklungsgeschichte des Laubsprosses. (Schenks Handbuch. III. 1883. p. 243 ff.)
26. — Organographie der Pflanzen. Jena 1898.

27. Goethe, Morphologie. (36. Band der Cottaschen Gesamtausg. von 1869.)
28. Glück, H., Biolog. und morpholog. Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. (I u. II. 1905, 1906.)
29. Groom Percy, On Bud protection in Dicotyledons. (Transactions of the Linnean Society of London. Bot. Bd. III. 1892.)
30. Grüß, J., Die Knospenschuppen der Koniferen und deren Anpassung an Standort und Klima. Diss. Berlin 1885.
31. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. Leipzig 1909.
32. Hanstein, J., Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. (Bot. Ztg. 1868.)
33. — Beiträge zur Morphologie. 1882.
34. Hartig, R., Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Berlin 1891.
35. Henry, A., Beiträge zur Kenntnis der Laubknospen. (Nov. Act. 1836.)
36. Henry, A., Knospenbilder. (Nova Acta. XXII. 1. 1846.)
37. Henslow, G., Modifications of leaves and stipules for special purposes. (London, J. R. Horst. Soc. 34. 1909.)
38. Heydrich, Beiträge zur vergleichenden Anatomie einiger Zwiebelgewächse. Diss. Halle 1890.
39. Hilburg, C., Bau und Funktion der Nebenblätter. Diss. 1878.
40. Hildebrand, F., Die Lebensverhältnisse der Oxalisarten. Jena 1884.
41. v. Höhnel, Anatom. Untersuchungen über einige Sekretionsorgane. (Sitzber. d. Wiener Akad. der Wiss. Bd. 86. 1881.)
42. Hofmeister, W., Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.
43. Holtermann, C., Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907.
44. Hunger, W., Über die Funktion der oberflächlichen Schleimbildung im Pflanzenreiche. Diss. Jena 1899.
45. Kostal,* Bedeutung der ersten Blattgebilde an den Achselknospen.
46. Kostal, Über Knospen. Prag 1907.
47. Kratzmann, E., Über den Bau und die vermutliche Funktion der „Zwischenwanddrüsen" von *Rhododendron hirsutum*, *intermedium* und *ferrugineum*. (Öst. bot. Ztschr. LX. 11.)
48. Krause, K., Über harzsezernierende Drüsen an den Nebenblättern von Rubiaceen. (Ber. d. d. bot. Ges. 27. 1909.)
49. Kroemer, K., Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. (Bibl. bot. 1903. Heft 59.)
50. Lubbock, Sir John, On Stipules, their Form and Function. (Journal of the Linnean Jociety London. Bot. XXVIII. 1891.)
51. Marcktanner-Turneretscher, G., Zur Kenntnis des anatomischen Baues unserer Loranthaceen. (Sitzber. der W. Akad. d. Wiss. 1885.)
52. Martinet, Organes de sécrétion. (Ann. sc. nat. Sér. 5. 1872.)
53. Massart, J., La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale. Gand 1894.
54. Merklin, Zur Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten. 1846.
55. Meyer, A., Über das Vorkommen von Krystallen in den Sekreten einiger Rhus-Arten. (Archiv der Pharm. Bd. 17. 1879.)
56. Meyer, A., Über *Aconitum Napellus* L. und seine wichtigsten nächsten Verwandten. (Archiv der Pharm. Bd. XIX. 1881.)
57. — Erstes mikroskop. Praktikum. 2. Aufl. Jena 1907.

58. Mikosch, K., Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dicotyler Holzgewächse. (Sitzber. der K. Akad. d. Wiss. Bd. LXXIV. 1876.)
59. Moore, E.,* Winter buds, their growth and leaf content. (The study of winter buds with reference to their growth and leaf content. New York. Bull. Torrey. Bot. Cl. 36. 1909.)
60. Müller, H., Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monocotyledonen. Diss. Marburg 1906.
61. Mylius, G., Das Polyderm. Diss. Marburg 1912.
62. Nordhausen, M., Über die Wechselbeziehung zwischen Infloreszenzknospe u. Gestalt des Stützblattes bei einigen Weidenarten. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 28. 1910.)
63. Ohlert, Einige Bemerkungen über die Knospen unserer Bäume. (Linnaea. 1837.)
64. Pax, F., Monographie der Gattung *Acer*. (Englers Jahrb. VI. 1885.)
65. — Allgemeine Morphologie der Pflanzen. 1890.
66. Potter, M., The protection of the Buds in the Tropics. (Journ. Linn. Soc. Vol. XXVIII. London 1891.)
67. Prantl, K., Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbes. der Dicotyledonen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1883.)
68. Raciborski, M., Die Schutzeinrichtungen der Blütenknospen. (Flora. 1895. Ergänzungsband.)
69. Rauter, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichomgebilde. (Denkschr. der Wiener Akad. d. Wiss. Bd. 31. 1871.)
70. Regel, Über den Ursprung und Zweck der Stipeln. (Linnea. I. 2. 1843.)
71. Reinke, J., Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen vorkommenden Sekretionsorgane. (Pringsh. Jahrb. X. 1876. p. 119.)
72. Reinsch, A., Über die anat. Verhältn. der *Hamamelidaceae* mit Rücksicht auf ihre systematische Gruppierung. (Englers bot. Jahrb. XI. 1890. p. 347.)
73. Rumpf, G., Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel. Diss. Marburg 1904.
74. Schaar, Die Reservestoffbehälter der Knospen von *Fraxinus*. (Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. XCIX. 1890.)
75. Schacht, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie. 1854.
76. — Der Baum. 2. Aufl. Berlin 1860.
77. Schenk, H., Die Biologie der Wassergewächse. Bern 1886.
78. Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiol. Grundlage. 1898.
79. Schleiden, M. J., Grundzüge einer wissenschaftlichen Botanik. 1846.
80. Schlickum, A., Morphologischer und anatom. Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter. Diss. Marburg 1896.
81. Schneider, C. K., Dendrologische Winterstudien. Jena 1903.
82. Schumann, C. G. R., Anatom. Studien über die Knospenschuppen von Coniferen und dicotylen Holzgewächsen. (Bibl. bot. 1889. Heft 15.)
83. Seyot, P., Bourgeons de cérisiers. Paris. C. R. ass. franç. avanc. sci. 1907.
84. Solereder, Anatomie der Dicotyledonen.
85. Sprecher, A., Le *Gingko biloba*. Genève 1907.
86. Staby, L., Über den Verschluß der Blattnarben nach Abfall der Blätter. (Flora. 1886. p. 113 ff.)

87. Stahl, E., Pflanzen und Schnecken. Jena 1888.
88. Strasburger, Jost, Schenck, Karsten, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 11. Aufl. 1911.
89. v. Tavel, F., Die mechanischen Schutzvorrichtungen der Zwiebeln. (Ber. d. d. bot. Ges. 1887.)
90. van Tieghem, Ph., Eléments de botanique. 1898.
91. Trécul, Mémoire sur la formation des feuilles. (Ann. sc. nat. T. XX. 1843.)
92. Treub, M., Jets over knopbedecking in de tropen. (Handlingen van het eerste Nederlandsch Natuur- en Geneeskunding Congreß, gehouden te Amsterdam. 1887.)
93. Tschirch, A., Die Harze und die Harzbehälter. Leipzig 1900.
94. Tunmann, O., Über die Sekret-Drüsen. Diss. Bern 1900.
95. Velenovsky, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag 1905.
96. Volkens, G., Über Pflanzen mit lackierten Blättern. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 8. 1890.)
97. Walliczek, H., Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. (Pringsh. Jahrb. XXV. 1893.)
98. Wiesner, J., Elemente der Organographie. II. 1884.
99. — Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1898.
100. Willkomm, Deutschlands Laubhölzer im Winter. 1880.
101. Zörnig, H., Arzneidrogen. I. Teil. Leipzig 1909.

Die mit * versehenen Arbeiten waren mir nicht zugänglich.

X. Erklärung der Figuren.

Fig. 1a: Kollenchymzelle aus dem Blattgrundmesophyll des äußersten Laubblattes der Knospe von *Pterocarya caucasica*. Vergr. 415.

Fig. 1b: Kollenchymzelle aus dem Blattgrundmesophyll eines innersten Laubblattes der sich entfaltenden Knospe von *Pterocarya caucasica*. Vergr. 415

Fig. 2a: Nervatur einer äußersten Schuppe von *Dictamnus albus*.

Fig. 2b: Nervatur eines jungen Laubblattes aus der Knospe von *Dictamnus albus*.

Fig. 3: Querschnitt durch das Periderm einer äußeren Knospenschuppe von *Dictamnus albus*. Vergr. 380.

Fig. 4: Querschnitt durch eine Schuppe des 3. Paares von *Lonicera alpigena* (metakutisierte Epidermen und obliteriertes Mesophyll). Vergr. 350.

Fig. 5a: Stück eines Siebteiles mit angrenzendem Sklerenchym bei einer äußeren Knospenschuppe von *Aesculus flava*; Siebplatte 19 μ Durchmesser. Vergr. 550.

Fig. 5b: Stück eines Siebteils des ausgewachsenen Laubblattgrundes von *Aesculus flava*; Siebplatte 11—12 μ Durchmesser. Vergr. 550.

Fig. 6a: Querschnitt durch das Hypoderm und die angrenzenden Schleimzellen einer äußeren Knospenschuppe von *Crataegus Crus Galli*. Vergr. 450.

Fig. 6b: Beginn der Kutisierung in den gemeinsamen Zellmembranen nach der ersten Teilung der Epidermiszellen von *Crataegus Crus Galli*. Vergr. 800.

Fig. 6c: Zwei Schleimzellen mit je zwei mit den Schleimlamellen abwechselnden Zelluloselamellen einer Schuppe von *Crataegus Crus Galli*. Vergr. 620.

Fig. 7a: Nervatur der äußersten Knospenschuppe von *Liquidambar styraciflua*.

Fig. 7b: Nervatur einer mittleren Schuppe von *Liquid. styraciflua*.

Fig. 7c: Nervatur der innersten Schuppe von *Liquid. styraciflua*.

Fig. 7d: Nervatur des Blattgrundes und eines Nebenblattes des ersten jungen Laubblattes aus der Knospe von *Liquid. styraciflua*.

Fig. 7e: Querschnitt durch die Unterseite der äußersten Knospenschuppe von *Liquid. styraciflua*. Vergr. 430.

Fig. 7f: Querschnitt durch die Oberseite der äußersten Knospenschuppe von *Liquid. styraciflua*. Vergr. 430.

Fig. 8: Teil eines Längsschnittes durch eine äußere Knospenschuppe von *Prunus padus*. (Querperiderm und metakutisierte Zellen.) Vergr. 365.

Lebenslauf.

Ich, Eduard Brick, wurde am 21. März 1891 als Sohn des Kaufmanns Wilhelm Brick zu Hamburg geboren. Ich bin preußischer Staatsangehöriger und besuchte von Ostern 1897 bis Ostern 1909 die Vorschule und das städtische Realgymnasium zu Crefeld. Ich widmete mich dem Studium der Mathematik und der Naturwissenschaften von Ostern 1909 bis Ostern 1910 an der Universität Bonn und setzte diese Studien seit Ostern 1910 an der Universität Marburg fort. Hier beschäftigte ich mich im botanischen Institut mit der vorliegenden Arbeit. Das Examen rigorosum bestand ich am 4. Juni 1913. Seither weilte ich zur Vollendung meiner Studien in Marburg.

Allen meinen akademischen Lehrern, insbesondere Herrn Geheimrat Arthur Meyer spreche ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus.

3 0112 072663138